

REVISIÓN DE LOS ÉQUIDOS DE LA FAUNA CEDAZO DEL PLEISTOCENO DE AGUASCALIENTES, MÉXICO

Víctor Hugo Reynoso-Rosales¹ y
Marisol Montellano-Ballesteros²

RESUMEN

Con base en similitudes y diferencias entre tamaños y patrones dentales en los équidos de la fauna Cedazo, del Estado de Aguascalientes, Mooser y Dalquest, en 1975, redujeron a siete las 11 especies propuestas por el primero en 1958. Debido a la poca probabilidad de coexistencia de tantas especies de caballo en una misma tanatocenosis, se analizó nuevamente en forma cuantitativa el material de équidos fósiles de esta fauna. Bajo la hipótesis de que solamente es posible la presencia de dos o más équidos en un área geográfica cuando existe al menos un carácter anatómico desplazado, fueron analizadas las curvas de distribución de frecuencia del tamaño—representando diámetro anteroposterior de molares y premolares—y de otros parámetros de importancia taxonómica—índices diámetro transversal/diámetro anteroposterior y longitud del protocono/diámetro anteroposterior—sugiriendo homogeneidad en la muestra. A la par, se realizó un análisis cualitativo en el que se comparó la frecuencia de aparición de los patrones dentales poco comunes respecto a los frecuentes, demostrando igualmente homogeneidad en la muestra. La aparición de un tamaño y de un patrón dental con mayor frecuencia, permite concluir que los équidos de la fauna local Cedazo pertenecen a una misma población, cuya variabilidad había sido subestimada. El material se asigna a *Equus conversidens* Owen, especie aceptada y bien representada en el Pleistoceno de México.

Palabras clave: Pleistoceno, Aguascalientes, équidos, Cedazo, México.

ABSTRACT

In regard of similarities between dental sizes and patterns, Mooser and Dalquest in 1975 reduced to seven the 11 equid species suggested by Mooser in 1958 in the Cedazo local fauna. According to the improbable coexistence of so many equids in a single tanatocenosis, fossil material from these deposits was reexamined in a quantitative approach. Working with the hypothesis that the simultaneous presence of two or more equid species is only possible if at least one anatomical character is morphologically displaced. A frequency distribution analysis on the size curves—represented by antero-posterior diameters of cheek teeth—and of other quantitative dental characters considered of taxonomic importance—ratio of transverse and antero-posterior diameters and ratio of the length of protocone and antero-posterior diameter—suggest that the sample is homogeneous. A simultaneous analysis on the frequency of appearance of certain common qualitative dental patterns compared against the less common, leads to the same conclusion. The presence of certain common size and dental patterns suggests that the horses of the Cedazo local fauna represent one single population, whose variability has been underestimated. The material is assigned to *Equus conversidens* Owen, a widely accepted species in the Pleistocene of Mexico.

Key words: Pleistocene, Aguascalientes, equids, Cedazo, Mexico.

INTRODUCCIÓN

Uno de los problemas más antiguos que aqueja a la paleontología de vertebrados se relaciona con la nomenclatura y diversidad de especies dentro del género *Equus*. El problema consiste principalmente en que no se ha establecido criterios morfológicos sólidos que hagan factible reconocer y caracterizar cada especie. De esta manera, constantemente se ha descrito nuevas especies fundamentadas en caracteres poco importantes, que exhiben gran variabilidad. Como consecuencia, han sido establecidas por lo menos 40 especies diferentes del género *Equus* en América del Norte (Howe, 1970; Kurtén y Anderson, 1980).

Debido a la riqueza de équidos en los sedimentos posteriores de México, también existe el problema de nomenclatura. Hasta la fecha, se ha reportado por lo menos 27 especies nominales (Álvarez y Ocaña, 1987), varias de las cuales fueron descritas a partir de material insuficiente o al considerar características “diagnósticas” de poca validez taxonómica (Barrios-Rivera, 1985; Álvarez y Ocaña, 1987). El problema ha sido recalcado una y otra vez por distintos investigadores (e. g., Ferrusquía-Villafranca, 1978; Barrios-Rivera, 1985; Álvarez y Ocaña, 1987), pero, a pesar de esto, nunca se ha llevado a cabo un proyecto que involucre la revisión crítica de todas y cada una de las especies propuestas, para poder determinar así cuántas y cuáles son válidas.

Uno de los ejemplos más claros se ubica en la fauna local Cedazo, localizada al sudeste de la ciudad de Aguascalientes. En esta localidad, se ha llegado a describir hasta 11 diferentes especies de équidos dentro de la misma tanatocenosis (Mooser, 1958). A pesar de que han habido varios intentos por reducir y sinonimizar estas especies con otras, los resultados no han

¹Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, 04510 D.F. Dirección actual Redpath Museum, McGill University, 859 Sherbrooke St. W, Montreal, Québec, Canadá H3A 2K6.

²Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, 04510 D.F.

sido convincentes. De esta manera, el presente estudio pretende resolver el problema de nomenclatura de los équidos de esta área, analizando estadísticamente la población hasta ahora conocida, y verificando si realmente existen diferencias morfológicas suficientes que delimiten a cada especie sugerida.

LOS ÉQUIDOS DE AGUASCALIENTES: UNA REVISIÓN HISTÓRICA

En la primera descripción de la fauna Cedazo, Mooser (1958) consideró la presencia de 10 diferentes especies y de una subespecie de équidos, de las cuales seis eran nuevas en el registro fósil norteamericano. De acuerdo con Quinn (1957), Mooser agrupó los elementos esqueléticos en los géneros *Onager*, *Asinus* y *Equus*, con base en los patrones dentales—particularmente el protocono—y en la forma de las ramas mandibulares.

Una vez reconocidos los géneros, Mooser (*op. cit.*) procedió a separar los elementos, de acuerdo con el tamaño y la morfología dental. Señaló las diferentes formas existentes dentro de cada género reconocido y les asignó un nombre específico. De esta manera, reconoció que en la fauna Cedazo existen *Onager altidens* Quinn, *O. littoralis* Hay, *O. zoyatalis* sp. nov. Mooser, *O. arellanoi* sp. nov. Mooser, *Onager (Hesperohippus) hibbardi* sp. nov. Mooser, *O. (Hesperohippus) oviedoi* sp. nov. Mooser; también reconoció *Asinus conversidens* Owen, *A. aguascalentensis* sp. nov. Mooser, y, finalmente, *Equus caballus* Linneaus, *E. caballus laurentius* Hay y *E. parastylidens* sp. nov. Mooser.

Álvarez (1965), sin hacer algún comentario o cuestionamiento adicional, ubicó estas especies dentro del género *Equus*, de acuerdo con la clasificación propuesta por Simpson (1945). La validez de cada especie tampoco es cuestionada por Silva-Bárcenas (1969), quien además retomó nuevamente los géneros originalmente propuestos por Mooser (1958).

Las primeras sinonimias fueron establecidas en 1970, cuando Lundelius y Stevens propusieron a *Onager zoyatalis* como sinónimo de *Equus francisci* Hay (Tabla 1). Esta sugere-

ncia, sin embargo, no fue aceptada en la revisión taxonómica de la fauna hecha por el mismo Mooser junto con Dalquest en 1975. Estos autores propusieron la reagrupación de las 11 especies originales del primer autor en solamente siete, todas dentro del género *Equus*. Su principal criterio de clasificación fue el tamaño de los elementos dentales (*cf.* Dalquest, 1978; Kurtén y Anderson, 1980, quienes retoman esta posición), usando en segundo término los distintos patrones dentales al interior de cada tamaño reconocido.

Las 11 especies presentadas por Mooser (1958) fueron sinonimizadas en cuatro: *Asinus conversidens* y *Onager zoyatalis* quedaron incluidas dentro de *Equus conversidens* Owen; *Onager (Hesperohippus) hibbardi*, *O. arellanoi*, *O. altidens* (en parte, IGM 56-16 se asignó a *Equus conversidens*) y *Asinus aguascalentensis* a *Equus excelsus* Leidy; *Onager (Hesperohippus) oviedoi* a *Equus (Hesperohippus) mexicanus* Hibbard; y *E. caballus caballus* y *E. caballus laurentius* a *E. caballus* Linneaus. Además de estas cuatro especies, sugirieron la presencia de *E. (Hemionus) tau* Owen y *E. (Hemionus) calobatus* Troxell a partir del nuevo material recolectado. *Equus parastylidens* fue la única especie original que sobrevivió, y se agrupó dentro del nuevo subgénero *Parastylidequus*, que posteriormente Forsten (1986) y Dalquest (1988) descartaron. *Onager littoralis* quedó al margen de la discusión, ya que según Mooser (*op. cit.*) esta especie fue recolectada en un nivel estratigráfico superior.

Cuando Dalquest (1978) argumentó que *Equus caballus* nunca existió en el Pleistoceno de América del Norte, se vio obligado a sinonimizar a *E. caballus* de la fauna Cedazo con (*Asinus*) *Equus excelsus*. Según sostiene este autor (Dalquest, *op. cit.*), la dentición de ambas taxa es semejante en cuanto a tamaño, aun cuando difieran morfológicamente; considera que los équidos fósiles similares a *Equus caballus* no son más que variantes aberrantes de *Equus excelsus*. Curiosamente, Dalquest (1988) mantuvo la validez de las siete especies propuestas en 1975.

Ferrusquía-Villafranca (1978) sugirió tentativamente que en el Pleistoceno de México solamente existieran las

Tabla 1.- Resumen de la historia nomenclatural de los équidos de la fauna local Cedazo.

Mooser (1958), Silva-Bárcenas (1969)	Álvarez (1965)	Lundelius y Stevens (1970)	Mooser y Dalquest (1975), Dalquest (1988)	Dalquest (1978)	Ferrusquía-Villafranca (1978)	Barrios-Rivera (1985)	Álvarez y Ocaña (1987)	Winans (1985, 1989)
<i>Asinus conversidens</i>	<i>E. conversidens</i>		<i>E. conversidens</i>		Complejo E. sp.	<i>E. conversidens</i>	<i>E. conversidens</i>	
<i>O. zoyatalis</i>	<i>E. zoyatalis</i>	<i>E. francisci</i>	"		"	"	<i>E. francisci</i>	<i>E. francisci</i> group
<i>O. arellanoi</i>	<i>Equus altidens</i>		<i>E. excelsus</i>		"	<i>E. excelsus</i>	<i>E. excelsus</i>	"
<i>Onager altidens</i>	<i>E. arellanoi</i>		"		"	"		
<i>O. hibbardi</i>	<i>E. hibbardi</i>		"		"	"		
<i>A. aguascalentensis</i>	<i>E. aguascalentensis</i>		"		"	"		
<i>Equus caballus</i>	<i>E. caballus</i>		<i>E. caballus</i>	<i>Asinus excelsus</i>	"	<i>E. caballus</i>	"	
<i>E. c. laurentius</i>	<i>E. laurentius</i>		"		"	"		
<i>E. parastylidens</i>	<i>E. parastylidens</i>		<i>E. parastylidens</i>		"	<i>E. parastylidens</i>	<i>E. parastylidens</i>	<i>E. scotti</i> group
<i>O. oviedoi</i>	<i>E. oviedoi</i>		<i>E. mexicanus</i>		"	<i>E. mexicanus</i>	<i>E. pacificus</i>	
			<i>E. calobatus</i>		"	"	<i>E. calobatus</i>	
			<i>E. tau</i>		"	<i>E. tau</i>	<i>E. tau</i>	

especies *E. conversidens* y *E. mexicanus*; a pesar de esto, no abundó sobre la asociación de équidos del Cedazo, agrupándose simplemente en el complejo *Equus* sp.

Álvarez y Ocaña (1987) sinonimizaron las 27 especies de caballos descritas para México con aquéllas descritas para el resto de América del Norte; redujeron a nueve el número total de especies en el territorio nacional. A pesar de esta cuantiosa reducción, en la fauna Cedazo, el total de especies presentes continuó siendo siete. Para Álvarez y Ocaña (*op. cit.*), siguieron siendo válidas *E. calobatus*, *E. conversidens*, *E. excelsus*, *E. parastylidens* y *E. tau*. *E. mexicanus* y *Onager zoyatalis* fueron sinonimizados con *E. pacificus* y *Equus francisci*, respectivamente, siguiendo las propuestas de Lundelius y Stevens (1970) y de Lundelius (1972).

Recientemente, Winans (1989) reorganizó, mediante un análisis multivariado de caracteres cuantitativos, las especies norteamericanas del género *Equus* hasta ahora propuestas. Respecto al poco material del Cedazo a su disposición, comentó que *O. arellanoi* y *E. zoyatalis* pertenecen al grupo de *E. francisci*, caracterizado por metapodiales delgados y cráneos alargados y delgados. Infortunadamente, en su análisis no contempló un solo cráneo o elemento metapodial de la fauna Cedazo; *E. parastylidens* es considerado *nomen nudum* y sinonimizado con *E. scotti* (Winans, 1985).

A pesar de que se ha especulado sobre la validez de las especies y sinonimias de équidos del Cedazo, el problema sigue sin resolver. La coexistencia de diversas especies de équidos en un mismo lugar y al mismo tiempo ha sido tema de controversia y de constante discusión (Bader, 1956; Ferrusquía-Villafranca, 1978; Carranza-Castañeda y Ferrusquía-Villafranca, 1979; Forsten, 1986; Cobo, 1987). Se ha argumentado que ecológicamente es imposible concebir que dos especies de équidos, de morfología y tamaños similares, cohabiten en una misma área; de ser esto cierto, difícilmente se podría aceptar la simpatricidad de siete de ellas.

Antes de continuar, es necesario plantear, desde el punto de vista ecológico, la poca probabilidad de que varias especies de équidos coexistan en el mismo lugar y al mismo tiempo. También es necesario plantear las reglas que se esperarían, en el caso de tal coexistencia.

UN POCO DE ACTUALISMO Y CONSIDERACIONES PALEOECOLÓGICAS

Al revisar la distribución de las especies actuales del género *Equus* en estado silvestre, puede observarse con asombro que la mayoría se encuentra distribuida en alopatria estricta (MacFadden, 1992). Los factores que dictan la distribución alopatrica de los équidos pueden ser explicados fácilmente en términos de competencia. Debido a que los équidos son esencialmente paceros, comen en primera instancia un alimento con bajo contenido alimenticio. Además, poseen un estómago simple, que en relación con los artiodáctilos, es menos eficiente para extraer nutrientes.

Las deficiencias anatómicas y la baja calidad nutritiva de la alimentación de los équidos, obligan a cada uno de los integrantes de cierta población a consumir la mayor cantidad de alimento posible (Krebs, 1985). Esto hace que las interacciones competitivas intrapoblacionales, y fundamentalmente las interespecíficas, sean fuertes, de tal manera que la especie más eficiente excluya competitivamente a la menos capaz.

La competencia entre dos especies puede finalizar con la extinción de una de las mismas, con su desplazamiento geográfico, o con que una de las especies obligue a la otra a explotar un recurso diferente, dentro de la misma área geográfica (Reynoso-Rosales, en preparación). La especialización en el nuevo recurso usualmente va acompañada de un cambio morfológico que capacita a la especie a utilizarlo. La manifestación de desplazamiento de caracteres (Brown y Wilson, 1956) hace posible la coexistencia de dos especies cercanas taxonómicamente, en una misma área.

A pesar de que la alopatria es la regla en la distribución de los équidos, es posible encontrar dos especies en simpatria en pequeñas zonas de transición. Tal es el caso de *Equus grevyi* y *E. quagga* en Kenya, donde el desplazamiento de caracteres es evidente. Se ha consignado diferencias en las dimensiones de los metapodiales, de tal manera que cada tipo de metapodial se asocia con el ambiente que la especie ocupa preferencialmente (Eisenmann, 1985; Gust y Scott, 1989). *Equus grevyi*, por ejemplo, presenta metapodiales esbeltos y habita lugares secos; mientras que *E. quagga* presenta metapodiales robustos y habita lugares pantanosos.

Se ha identificado ejemplos similares en el registro fósil, donde es común encontrar un caballo pequeño asociado a uno grande: *Parahippus blackbergi*-*P. leonesis* (Bader, 1956); *Nannippus-Equus simplicidens* (Howe, 1970); *Astrohippus stockii*-*Dinohippus mexicanus* (Avilés, 1985); asimismo, en un caso extremo, dos caballos que, aunque sean del mismo tamaño, difieren en el número de dedos: *Dinohippus-Neohipparion* (Avilés, 1985); *Equus-Hipparion* (Forsten, 1986).

Al parecer, las interacciones ecológicas son determinantes en el tamaño y la morfología de los équidos. Si dos caballos en simpatria son monodáctilos—como sucede en *Equus*—además del desplazamiento en las dimensiones de los metapodiales, puede asimismo darse un desplazamiento en el tamaño. En el caso contrario, cuando una especie está aislada de otras, los integrantes de la población tienden a homogeneizar su talla a un tamaño medio, como se aprecia en los équidos actuales.

De acuerdo con las observaciones empíricas anteriores, es posible concluir que es poco probable encontrar en simpatria dos caballos de tamaño y morfología similares. Según Bader (1956) y Howe (1970), si se grafica simultáneamente las frecuencias de los tamaños de dos especies de équidos coexistentes, no existirá prácticamente intersección entre las curvas generadas. En el caso de que en la fauna Cedazo existieran varias especies de équidos, debe demostrarse que cada una de ellas se diferencie plenamente en tamaño, o bien en forma, de la otra.

LOCALIDAD

UBICACIÓN

La zona fosilífera de la fauna local Cedazo comprende un área de aproximadamente 472.5 km² (Hernández-Láscars, 1981). Se ubica entre los 21°46' y 21°58'N y los 102°08' y 102°20'W al SE de la ciudad de Aguascalientes, dentro de la provincia fisiográfica de la Mesa Central (Figura 1). Los fósiles han sido extraídos del estrato de color naranja-rojizo, que aflora en diversos arroyos dentro de esta área. Las principales localidades están ubicadas en los arroyos Cedazo y San Francisco, además de Pargas, Hondo, Cobos, Malacate y San Juan (Figura 2).

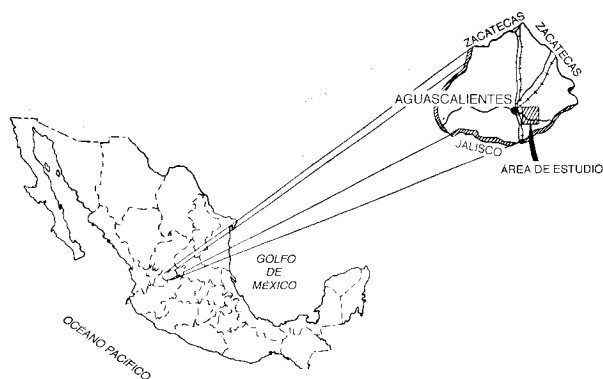


Figura 1.- Mapa de localización del área de estudio en el Estado de Aguascalientes.

El estrato fosilífero puede alcanzar un espesor hasta de 5 m, y se caracteriza por ser una toba formada principalmente por clastos redondeados con diámetros que varían desde pocos milímetros hasta varios centímetros. Se observa gradación en la sedimentación; estos sedimentos están caracterizados por la presencia de paleocanales, así como de lentes con clastos de mayores dimensiones. Hernández-Láscars (1981) denominó toba Aguascalientes a este estrato fosilífero (Figura 3).

EDAD

La edad de la fauna es todavía un punto de discusión. Mooser y Dalquest (1975) le asignaron una edad rancholabreana, tal vez postkansaniana, o ilinoiana—por la presencia de *Bison*. El reciente hallazgo de *Holmesina* sp. y *Alurolagus* sp., sin embargo, sugiere una edad más antigua, probablemente irvingtoniana (Montellano-Ballesteros, 1989, 1990).

MÉTODO

Para analizar el comportamiento de la población de muestra, en cuanto al tamaño y morfología dental, fueron utilizadas metodologías e inferencias de la estadística uni- y bivariada. A pesar de sus limitaciones, estas metodologías

tienen la ventaja de operar frente a una hipótesis de trabajo y de poder ser rechazadas bajo sus mismos términos. La utilización de estas inferencias en los análisis cualitativos ha sido discutida por Simpson y colaboradores (1960) y aplicada con éxito por Bader (1956) y Howe (1970). El método empleado en el análisis morfológico, sin embargo, nunca ha sido previamente utilizado. Resulta interesante, ya que evalúa la importancia que tiene la frecuencia de aparición de los caracteres no comunes para decidir sobre la heterogeneidad de una población. Permite, además, rechazar o aceptar una hipótesis, asignando un valor probabilístico de error. Se ha descartado la utilización de métodos multivariados, ya que sus algoritmos solamente generan asociaciones de unidades operativas, cuyos límites son arbitrariamente decididos (e. g., Eisenmann, 1980; Winans, 1989); están fundamentados en similitud total, restando importancia a la naturaleza misma de los caracteres, además de que no permiten evaluar las decisiones.

Para el análisis cuantitativo, fueron elaborados histogramas de distribución de frecuencias con los diámetros anteroposterior en premolares y molares superiores e inferiores. El diámetro anteroposterior fue el único parámetro que permitió conjuntar denticiones superiores e inferiores, con el fin de analizar la población como un todo. A pesar de que los datos de denticiones superiores e inferiores usualmente han sido analizados independientemente, una prueba *t-Student* en caballos actuales demostró que no hay diferencias significativas ($P > 0.05$) para P3 ($t = 0.89$, $n = 48$), P4 ($t = 1.12$, $n = 55$), M1 ($t = 0.70$, $n = 50$) y M2 ($t = 0.70$, $n = 49$) en los diámetros anteroposterior entre denticiones superiores e inferiores. Estas denticiones presentan, además, una alta correlación ($r \sim 0.93$), similar a la presentada entre dientes derechos e izquierdos (Tabla 2).

Para analizar las relaciones entre las distintas dimensiones, fueron calculados los índices diámetro transversal/diámetro anteroposterior en dentaduras superiores e inferiores, y longitud protoconal/diámetro anteroposterior también se graficó y analizó, independientemente, para cada diente.

Cuando el número de datos lo permitió, se comparó las distribuciones observadas mediante el método de ji cuadrada (χ^2) con la distribución normal esperada. Se obtuvo el coeficiente de kurtosis y el intervalo esperado dependiente de n (99% de confianza) a partir del número de desviaciones estándar de la media (Simpson *et al.*, 1960; Tabla 1). Se obtuvo datos de media, desviación estándar y coeficiente de variación según lo propuesto por Simpson y colaboradores (*op. cit.*) para el diámetro anteroposterior y la longitud del protocono independientemente para cada molar y premolar, superior e inferior, según sea el caso. Además, se calculó la moda, el intervalo observado y el porcentaje de variación entre los valores extremos.

Se considera que existen dos o más tamaños en las distribuciones si:

- Se registra dos o más modas en los datos o si la curva poblacional exhibe dos o más inflexiones, y si éstas se separan por más de dos desviaciones estándar.

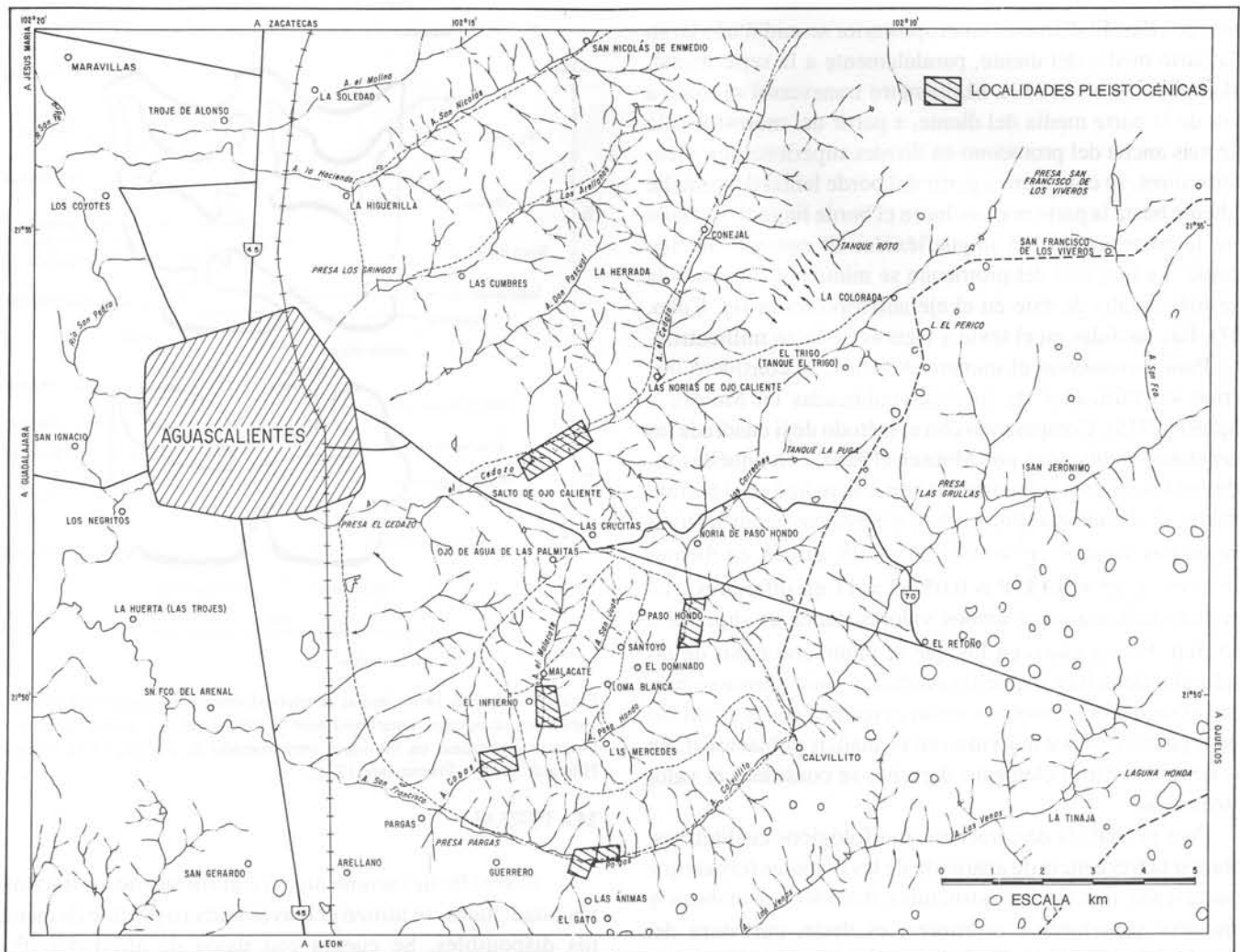


Figura 2.- Mapa que muestra las localidades fosilíferas de la fauna Cedazo al oriente y sur de Aguascalientes.

- b. Hay una concentración de especímenes separados más de dos desviaciones estándar de la media—de acuerdo parcialmente con Howe (1970).
- c. Las curvas son platikúrticas (Simpson *et al.*, 1960).
- d. Los coeficientes de variación exceden el valor de 10 (Simpson *et al.*, 1960).

Se realizó las mediciones con calibrador vernier, a una precisión de 0.1 mm, tomando como valor certero el promedio

Tabla 2.- Correlación de diámetros anteroposteriores de dientes superiores vs. inferiores y derechos vs. izquierdos en *Equus caballus*.

	N	r	r ²	a	b
SUPERIORES VS. INFERIORES					
P3	24	0.93	0.87	1.66	0.94
P4	20	0.96	0.92	3.64	0.87
M1	24	0.96	0.92	0.33	1.00
M2	26	0.96	0.93	2.18	0.93
DERECHA VS. IZQUIERDA					
SUPERIORES					
P3	13	0.97	0.95	2.43	0.91
P4	13	0.98	0.96	1.35	0.96
M1	13	0.99	0.98	1.01	0.96
M2	13	0.96	0.92	1.47	0.96
INFERIORES					
P3	13	0.98	0.95	-0.54	1.02
P4	13	0.93	0.86	2.74	0.90
M1	13	0.96	0.92	0.42	0.99
M1	13	0.94	0.89	4.62	0.83

r = coeficiente de correlación; r² = coeficiente de regresión; a = ordenada al origen; b = pendiente.

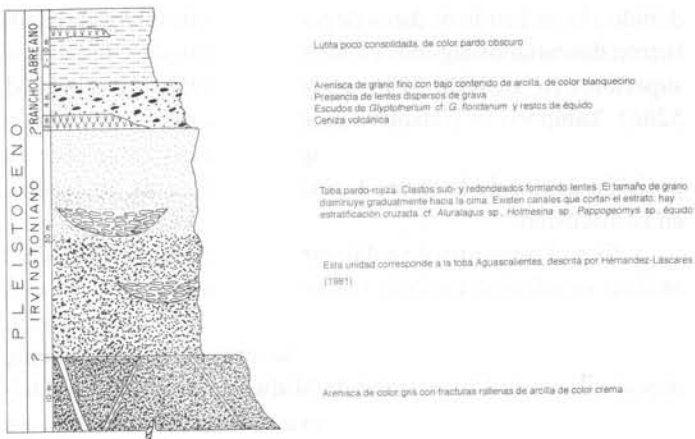


Figura 3.- Columna estratigráfica del área de estudio.

de tres de ellas. El diámetro anteroposterior se midió a lo largo de la parte media del diente, paralelamente a la serie dental, como indica Howe (1970). El diámetro transversal se tomó a través de la parte media del diente, a partir del mesostilo a la parte más ancha del protocono en dientes superiores. En dientes inferiores, se consideró a partir del borde labial del esmalte del diente hasta la parte más ancha en el borde lingual, pasando sobre la parte media del linguaflexido. El cemento no fue incluido. La longitud del protocono se midió considerando la parte más amplia de éste en el eje anteroposterior (cf. Cobo, 1987). Las medidas en el texto y figuras están en milímetros.

Para incrementar el número de datos, se consideró que podrían ser utilizadas las medidas publicadas en Mooser y Dalquest (1975). Comparando con el método de ji cuadrada las dimensiones publicadas por Mooser (1958), con aquéllas tomadas en los mismos especímenes como se indicó en el párrafo anterior, se demuestra que no hay diferencias significativas entre ambos valores ($\chi^2 = 0.03$, $P > 0.05$, $gl = 3$, en dientes superiores; y $\chi^2 = 0.19$, $P > 0.05$, $gl = 11$ en inferiores). La diferencia máxima entre ambos valores nunca es superior a ± 0.5 mm. En los casos en los que se contó con datos de las mandíbulas derecha e izquierda asociadas, únicamente se consideró el valor del premolar o molar derechos, con la finalidad de no repetir datos por individuo en el análisis poblacional. En caso de no existir el elemento derecho, se consideró el valor del izquierdo.

Para el análisis de caracteres morfológicos cualitativos, se obtuvo la frecuencia de aparición de las distintas formas que presenta cada una de las estructuras dentales en molares y premolares superiores e inferiores, es decir, curvatura del diente, forma y prominencia de los estilos, presencia y ausencia de pliegues—pliprotolofos, pliprotocónulos, plihipostilos y plicaballín—relación talón/extensión posterior del protocono, forma del borde lingual y de los extremos del protocono; en los dientes inferiores, forma del linguaflexido, forma del istmo, forma del metastílido y presencia y ausencia del protostílido y plicaballínido (Figura 4). Fueron agrupadas las características más frecuentes, generándose un morfotipo hipotético con el cual, mediante una prueba de χ^2 , se comparó la abundancia relativa de las variantes. El morfotipo hipotético funciona como un modelo de distribución uniforme y la prueba pretende medir el significado de la frecuencia de aparición relativa de cada morfotipo. Ji cuadrada con diferencia significativa indica población de muestras heterogénea.

Aparentemente, los resultados no sufren desviaciones debido a errores de muestras, según se aprecia al comparar el número total de elementos disponibles respecto al total de elementos que se ha recolectado ($\chi^2 = 4.73$, $P > 0.05$, $gl = 7$). Aún así, se llevó a cabo los análisis, considerando la posible desviación en los resultados por eventos de fosilización y/o destrucción diferencial (Simpson *et al.*, 1960). La nomenclatura dental utilizada (Figura 4) es la propuesta por Stirton (1941) modificada por Skinner y Hibbard (1972).

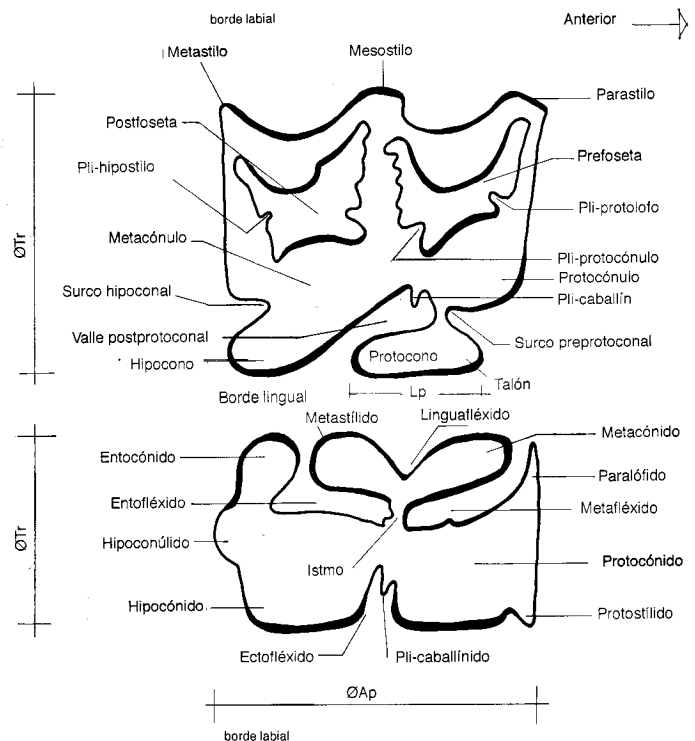


Figura 4.- Nomenclatura dental de molariformes superiores e inferiores, que indica los diámetros anteroposterior y transversal en ambos dientes y la longitud protoconal en los superiores (tomado de Stirton, 1941; Skinner y Hibbard, 1972; y Eisenmann, 1976).

MATERIAL

Con el fin de incrementar el significado de los tratamientos estadísticos, se utilizó el mayor número posible de elementos disponibles. Se cuenta con datos de alrededor de 50 elementos dentales de équidos recolectados desde 1953, principalmente por Oswaldo Mooser. Este material incluye mandíbulas completas, casi completas y series dentales asociadas, así como algunos dientes aislados. Parte del material descrito e ilustrado por Mooser (1958) fue donado al Instituto Geológico de México, y gran parte de éste fue recuperado (cf. Apéndice) y actualmente se encuentra depositado en el Museo de Paleontología, del Instituto de Geología, UNAM, en la Ciudad Universitaria. Para evitar desviación en los resultados, debido a la inclusión de datos de poblaciones de diferente edad, fueron descartados algunos elementos provenientes de estratos superiores (e. g., IGM 5256; cf. Mooser, 1958, fig. 4 e IGM 5266). Tampoco se consideró dientes caducos, no brotados o muy jóvenes, estos últimos porque es difícil establecer su posición dentro de la serie. A pesar de ello, serán analizados en la discusión.

Con el propósito de enfatizar aún más la importancia del análisis estadístico, también fueron considerados datos de elementos publicados por Mooser y Dalquest (1975, tablas 1 y 2). La mayor parte de este material se encuentra actualmente depositado en la Universidad de Midwest, en Texas (cf. Dalquest, 1988) y el resto en el Texas Memorial Museum, en Austin, Texas.

En las tablas 1 y 2 de Mooser y Dalquest (*op. cit.*), fueron detectados algunos datos incongruentes, que probablemente sean producto de errores tipográficos. Tal es el caso del M₃ (FC 676), cuyo diámetro anteroposterior es 39.8 mm; es normal que un M₃ sea mayor que un M₂, pero muy rara vez es mayor que el P₂ y nunca mayor por 10.0 mm. Datos con este tipo de errores no fueron considerados. Por otro lado, Mooser (1958) consignó las dimensiones y las figuras de las series IGM 5254 y 5266 con el P³ y P⁴ intercambiado. Mooser y Dalquest (1975) retomaron esas medidas, considerándolas buenas. Es posible que ese error se manifieste en otras series no disponibles. Del material recolectado en las temporadas de campo 1988-1990 fue utilizado lo siguiente: una rama mandibular izquierda con la dentición completa (IGM 5967), tres series superiores incompletas (IGM 5963, con M¹⁻²; IGM 5965 con P⁴-M¹ e IGM 5966 con M²⁻³), además de algunos dientes superiores aislados. No se utilizó dos ramas mandibulares con dientes caducos en el análisis. También se incluyó un cráneo con la dentición superior completa (891104 Co-1); tres maxilares con P²-P⁴ (880109 SF-6, 881230 Co-11 y Rubén Ced) y un cráneo con la dentición completa (Jaimito) de la colección particular del Biól. José Alberto Rodríguez. Además, se incluye las medidas de dos maxilares con las denticiones superiores completas (TMM 42428-11, 42428-13) y de una mandíbula con P₂-M₃ (42428-12) depositadas en el Texas Memorial Museum, de Austin.

La mayoría de los dientes utilizados pertenece a organismos jóvenes y adultos. La diferencia de tamaño debida al desgaste no es significativa (Gidley, 1901); sin embargo, existen algunas series dentales de organismos viejos (*e. g.*, IGM 5265, *cf.* Mooser, 1958, fig. 20) que sí fueron analizadas y serán discutidas cuando sea considerado conveniente.

ABREVIATURAS

Ap: diámetro anteroposterior; CV: coeficiente de variación; FC: fauna Cedazo (colección particular de O. Mooser); gl: grado de libertad; IGM: Museo de Paleontología, Instituto de Geología; Ks: coeficiente de kurtosis; Lp: longitud protoconal; M: molar; Mo: moda; MI: magnitud de intervalo; n: tamaño de la muestra; nMo: núm. de modas; NIC: núm. de inflexiones de la curva; P: premolar; IO: intervalo observado; IE: intervalo esperado; s: desviación estándar; TMM: Texas Memorial Museum; Tr: diámetro transversal; X: media; χ^2 : ji cuadrada; % VE: porcentaje de variación entre extremos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

TAMAÑO

La única manera posible de diferenciar poblaciones de équidos a partir de caracteres dentales, es buscando algún carácter que se intuya pueda estar siendo desplazado. A pesar de que la morfología dental no parece ofrecer esta posibilidad,

el tamaño de molares y premolares sí puede estar afectado por desplazamiento, por ser un indicador de las dimensiones corpóreas de un équido.

Aunque empíricamente se ha observado que la variación en el tamaño suele ser mayor que la esperada, este parámetro ha sido continuamente utilizado como un criterio importante en la determinación de especies (Dalquest, 1988). Gidley (1901) ya había planteado que los tamaños y patrones dentales de los équidos poseen un amplio margen de variabilidad individual, debido al desgaste, y fue así el primero en plantear que utilizar el tamaño como criterio para definir especies, debiera ser sólo utilizado si la diferencia entre dos lotes generados dentro de una muestra es significativa.

Según Simpson y colaboradores (1960), la única forma posible de demostrar la heterogeneidad de una población, a partir de una sola variable, es mediante la elaboración y análisis de histogramas de distribución de frecuencias. De acuerdo con la ley de Quetelet, se espera que al graficar la frecuencia de aparición de alguna variable en una población natural, ésta tienda a distribuirse en forma similar a la curva normal. Sin embargo, al analizar una población paleontológica, puede estar graficando elementos que posiblemente pertenezcan a poblaciones diferentes. Si no existen diferencias significativas entre los valores de una y otra población, se generaría una sola curva normal que incluya todos los datos.

En la Figura 5 se muestra un resumen de las conclusiones a las cuales Mooser y Dalquest (1975) llegaron cuando agru-

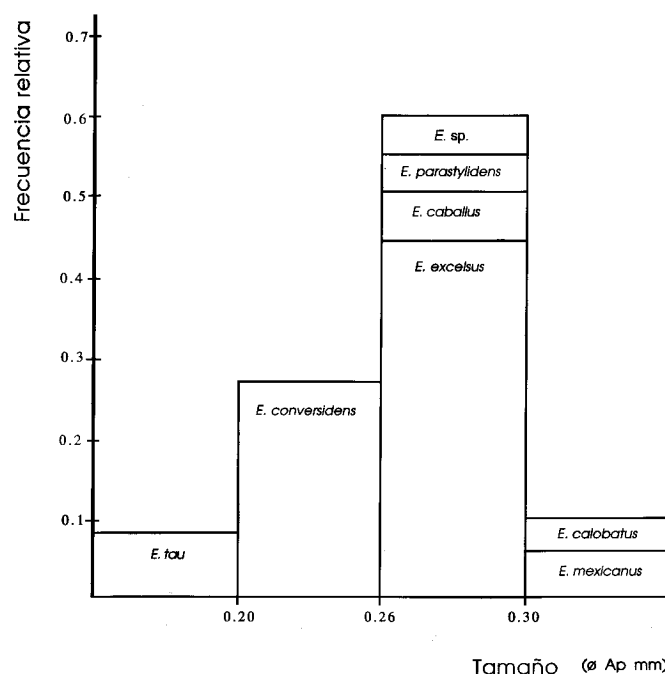


Figura 5.- Distribución de frecuencia de especies por tamaño (Mooser y Dalquest, 1975), de acuerdo con las dimensiones del diámetro anteroposterior de M1. Graficado a partir de la división de especies propuesta por Mooser y Dalquest (1975).

paron sus especies de acuerdo con el tamaño y la morfología dental. Estos autores sugieren la existencia de cuatro categorías de tamaños: un caballo pequeño (*Equus tau*), con diámetro $Ap < 20.0$ mm; un caballo un poco más grande (*E. conversidens*), con Ap entre 20.0 y 26.0 mm; un grupo de caballos medianos (*E. excelsus*, *E. caballus*, *E. parastylidens* y *E. sp.*), con Ap entre 26.0 y 30.0 mm; y dos especies de caballos grandes (*E. mexicanus* y *E. calobatus*), con $Ap > 30.0$ mm, aproximadamente. Esta gráfica muestra que existe un cúmulo de elementos en las dos categorías intermedias, mientras que la frecuencia de elementos en ambos extremos es considerablemente más baja.

La Figura 6 presenta una reestructuración alternativa de los datos. En ella fueron graficados los diámetros anteroposteriores de los elementos disponibles, con la variante de que se incrementa el número de clases. Con esta ligera modificación, es claro que la agrupación de especies por categoría de tamaño propuesta por Mooser y Dalquest (*op. cit.*) desaparece. Contrariamente a lo sugerido, los datos se distribuyen en un gradiente perfecto desde las denticiones muy pequeñas hasta las muy grandes.

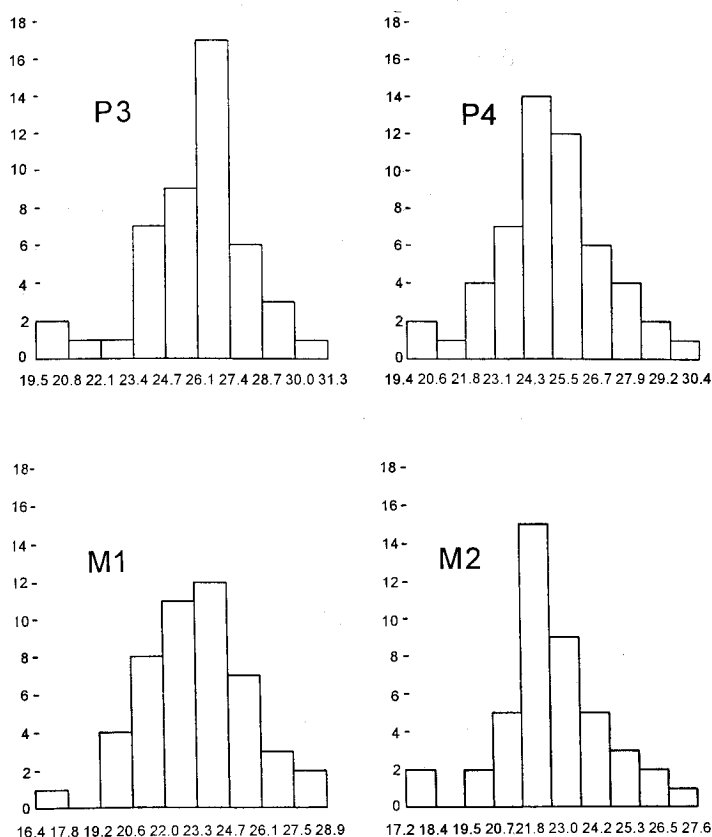


Figura 6.- Distribución de frecuencia relativa de diámetros anteroposteriores, considerando superiores e inferiores conjuntamente $P3/3-M2/2$.

Las curvas generadas para los diámetros anteroposteriores de P3, P4, M1 y M2 superiores e inferiores en conjunto, no presentan diferencias significativas respecto a la normal teórica (Tabla 3). Presentan una segunda, ligera inflexión de la

Tabla 3.- (A) Resultados estadísticos y (B) Resumen analítico de las curvas al tratar simultáneamente al diámetro anteroposterior de premolares y molares $P3/3 - M2/2$ en conjunto.

A								
Elemento	n	IO	MI	%VE	X	s	CV	Ks
P3	47	19.5-31.3	11.8	37.70	26.5	2.35	8.87	1.58
P4	53	19.4-31.6	12.2	38.61	25.68	2.55	9.93	0.26
M1	46	16.4-28.9	12.5	43.25	23.52	2.47	10.50	0.53
M2	46	17.2-28.8	11.6	40.20	23.37	2.42	10.36	0.70

B										
Elem.	χ^2_c	gl	sig	@	#	\$	&	*	CV>10	Ks<-1
P3	3.30	2	0.188	21.2-31.8	1	6.38	-	1	√	-
P4	1.90	3	0.591	20.8-32.5	2	5.66	-	1	√	-
M1	1.10	3	0.770	18.0-28.9	1	4.35	-	1	-	-
M2	7.19	3	0.066	18.0-28.8	1	8.70	-	1	-	-

@ = Intervalo promedio máximo estimado. # = Número de datos fuera de IE. \$ = Porcentaje de datos fuera de $X \pm 2s$. & = Modas separadas por 2s. * = Inflexiones separadas por 2s. $\chi^2_c = \chi^2$ calculada respecto a la curva normal.

curva en el extremo izquierdo, dispuesta a más del límite $X \pm 2s$ de la punta de la curva mayor. Esta inflexión está dada por un aglutinamiento muy pequeño de datos en el primer intervalo de clase (Figura 6). Este patrón supone la posible existencia de una población diferente de caballos pequeños en la muestra; sin embargo, al graficar las curvas generadas independientemente para dientes superiores e inferiores (Figuras 7 y 8), la inflexión desaparece en casi todos los casos, solamente se mantiene en $P3$ y $M1$ (Figura 7).

En estas dos últimas curvas, las inflexiones también están separadas por más de 2s. A pesar de esto, la curva mayor

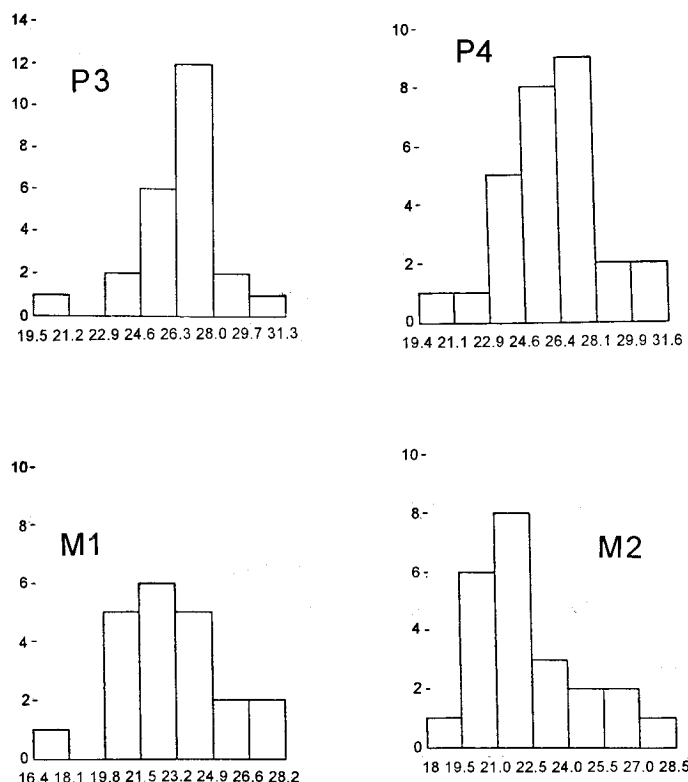


Figura 7.- Distribución de frecuencias relativas de diámetros anteroposteriores en $P3-M2$.

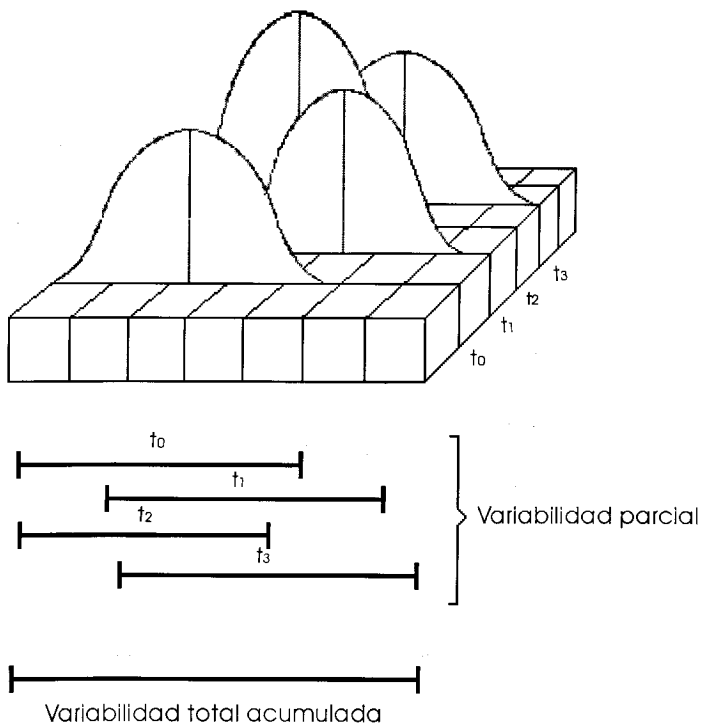


Figura 8.- Incremento en el intervalo de variación de una población debido a las fluctuaciones de las curvas de frecuencia a través del tiempo de depósito. A pesar de que la variabilidad poblacional por tiempo haya sido poca, la variabilidad total de la paleopoblación—en la tanatocenosis—se incrementa de acuerdo con las variancias máxima y mínima alcanzadas durante el tiempo de depósito.

en todas las gráficas incluye aproximadamente el 95% de los datos, es decir, solamente el 5% de ellos cae fuera de la distribución. Es posible que la aparición de esta inflexión se deba únicamente a un aglutinamiento de datos al azar. De existir una población adicional, se esperaría una mayor abundancia de ejemplares. La existencia posible de otra población más pequeña se confirmará fácilmente cuando se incremente la colección de équidos de esta área de estudio.

Teóricamente, en una curva normal se esperaría que el 95% de los datos se distribuyese dentro de los límites $X \pm 2s$. En P3, P4 y M2, hay más del 5% de los datos fuera del intervalo $X \pm 2s$. La presencia de un cúmulo de datos fuera de los límites $X \pm 2s$ es un criterio que sugiere heterogeneidad de la muestra; a pesar de esto, este evento no se repite consistentemente en dientes superiores e inferiores analizados independientemente. M2 es el que tiene más datos fuera del límite (cuatro datos, $4/46 = 8.70\%$; Tabla 3). En la curva normal, el 5% representa datos dispuestos al principio y al final de la misma. De acuerdo con esto, M2 tendría un máximo de dos datos en cada extremo. De éstos, uno es por lo general muy extremo, por lo que el aglutinamiento de datos esperado no es evidente. Al revisar las curvas generadas, graficando los diámetros anteroposterior independientemente para molares superiores e inferiores (Tablas 4 y 5), los datos que rebasan el $X \pm 2s$ permitido resultan, de igual manera, en ambos finales de las curvas, sin aglutinamiento evidente.

Tabla 4.- Variación del diámetro anteroposterior en $P^3/3-M^2/2$.

Elemento	n	IO	MI	%VE	X	s	CV	Ks
SUPERIORES								
P3	24	19.5-31.3	11.8	37.70	26.51	2.10	7.90	5.41
P4	28	19.4-31.6	12.2	38.61	25.96	2.52	9.71	1.25
M1	21	16.4-28.2	11.8	41.84	23.18	2.76	11.91	0.11
M2	23	18.0-28.5	10.5	36.84	23.07	2.50	10.84	0.11
INFERIORES								
P3	23	20.2-31.0	10.8	34.84	26.40	2.63	9.96	0.97
P4	25	19.8-30.3	10.5	34.65	25.36	2.58	10.17	-0.26
M1	25	19.4-28.9	9.2	32.87	23.81	2.22	9.32	-0.01
M2	23	17.2-28.8	11.6	40.28	23.66	2.35	9.93	2.51

Según las propiedades de la curva normal (Simpson *et al.*, 1960), la suma de dos curvas normales que intersectan sus áreas, da como resultado otra curva normal. Si en Aguascalientes el desplazamiento de caracteres no fue fuerte, es posible que las curvas generadas por las posibles especies coexistentes no estén plenamente separadas. A pesar de esto, las poblaciones deben ser fácilmente distinguidas si se logra encontrar diferentes puntos donde se aglutine los datos más frecuentes de cada población; es decir, sus modas. La existencia de dos o más modas podría ser un indicador de la presencia de dos o varias poblaciones en el área, de tal manera que cada moda definiese la probable media de cada población.

Al revisar la distribución de las modas en los conjuntos superior e inferior, en ningún caso se observa la presencia de más de una sola moda. Sin embargo, en M1 los datos presentan tres modas que en ningún caso se separan por menos de 2s.

Simpson y colaboradores (1960) mencionaron dos criterios adicionales para probar la heterogeneidad de una muestra con curvas solapadas: los coeficientes de kurtosis y de variación. Se afirma que las curvas con datos impuros tienden a ser platikúrticas, esto es, que la gran amplitud del intervalo provoca una distribución más baja que la normal teórica. Sin embargo, todas las curvas presentadas para las diferentes características son prácticamente mesokúrticas—Ks cercano a 1—con cierta tendencia a la leptokurtosis; o bien, son leptokúrticas (Tabla 3), pero jamás platikúrticas. Con base en este criterio, no se espera la existencia de dos poblaciones inmersas en la muestra.

Tabla 5.- Resumen analítico de las curvas de diámetro anteroposterior en $P^3/3-M^2/2$.

Elemento	@	#	\$	&	*	CV<10	Ks<1
SUPERIORES							
P3	22.5-30.7	2	8.33	-	-	-	-
P4	20.9-31.0	2	7.14	-	-	-	-
M1	17.9-28.5	1	4.76	-	-	√	-
M2	18.2-27.9	2	4.35	-	-	√	-
INFERIORES							
P3	21.3-31.5	1	4.35	-	-	-	-
P4	20.3-30.5	1	4.00	-	-	√	-
M1	19.4-28.2	1	4.00	-	-	-	-
M2	19.1-28.2	2	8.70	-	-	-	-

@ = Intervalo promedio máximo estimado. # = Número de datos fuera de IE. \$ = Porcentaje de datos fuera de $X \pm 2s$. & = Modas separadas por 2s. * = Inflexiones separadas por 2s.

Los intervalos de variación observados para cada molar, aun cuando parecen muy amplios, no lo son más que aquéllos publicados por Howe (1970) para *Equus simplicidens*, caballo cuyo tamaño medio es ligeramente más grande que el de la población de Aguascalientes. Los intervalos giran alrededor de 12 mm (Tabla 3); muchas veces son menores que los intervalos esperados, dependientes de N, pero nunca más del 5% de los datos sobrepasa este valor. Si se tiene dos valores extremos separados por $X \pm 2s$ en la población, éstos presentarán un coeficiente de variación de 10, tal y como lo presentan las muestras estudiadas. Esto significa que se espera un 50% mínimo de diferencia entre los valores extremos (Simpson *et al.*, 1960; *cf.* Tabla 3). Los intervalos de la población de Aguascalientes, a pesar de que sobrepasan ligeramente el tope $X \pm 2s$, tienen un porcentaje de variación entre extremos que gira en promedio alrededor del 40%, considerando dientes superiores e inferiores, en conjunto o independientemente.

En caso contrario, en una población, cuyo intervalo de variación esté entre 30 y 40%, su coeficiente de variación esperado fluctuaría entre 7 y 8. En el caso de Howe (1970; Tabla 3), a pesar de que tiene porcentajes de variación similares a los que se presenta en este artículo, sus coeficientes de variación son próximos a lo esperado. A este respecto, la sobreestimación de los coeficientes de variación en la población de Aguascalientes está siendo incrementada por el efecto de "acarreo" ("drift" *sensu* Yablokov, 1974) en el que el coeficiente de variación se incrementa de manera inversamente proporcional a la magnitud relativa de cierto parámetro; esto es, entre menor sea la dimensión analizada, mayor será su coeficiente de variación. Así, la dimensión de los molares de *Equus simplicidens* es mayor que la de la población de Aguascalientes, por lo que se espera que el coeficiente de variación en los últimos sea menor que en los primeros.

La variancia, por otro lado, también está siendo afectada por cierta desviación en los datos utilizados. Hasta donde se sabe, muchos de los elementos no incluidos en el análisis, y mencionados por Mooser y Dalquest (1975), corresponden a elementos con valores cercanos a la media (= *Equus excelsus* para Mooser y Dalquest, 1975). Si estos valores son incorporados al análisis, es de esperarse que las desviaciones y variancias decrezcan. Con el incremento de datos en las clases intermedias, decrece el valor de s y, por ende, el de CV. Cuando se analiza simultáneamente dientes superiores e inferiores, n sube casi al doble pero la desviación estándar sólo se reduce ligeramente, manteniéndose cerca de la misma magnitud. Aparentemente, a pesar de que las variancias están ligeramente subestimadas, en la práctica son suficientemente representativas de la población.

Los coeficientes de variación giran alrededor de 10. Aun cuando estos valores grandes no rebasen el intervalo de variación encontrado en variedades, o bien, en sexos locales de una misma especie (Simpson *et al.*, 1960), la población de Aguascalientes bien pudiera presentar este coeficiente, sin necesidad de explicación adicional.

Gidley (1901) ya había apreciado que los équidos de una tanatocenosis presentan tanta variación, o incluso más, que aquélla observada en équidos actuales que han estado sujetos a selección artificial (*cf.* Hay, 1915). Infortunadamente, no se cuenta con suficiente información para comparar la variabilidad de équidos silvestres con aquélla de los équidos de Aguascalientes. Según MacFadden (1992), el coeficiente de variación del diámetro anteroposterior de M1 de *Equus burchelli* es cercano a 5 y es certeramente más pequeño que el que presentan los équidos de la fauna Cedazo. Otros informes de équidos fósiles, sin embargo, muestran una variación que gira entre 5 y 10 (*e. g.*, *Equus simplicidens* CV~5; *Merychippus primus* CV~10; MacFadden, *op. cit.*).

Los altos coeficientes de variación que suelen presentar los équidos fósiles pueden estar modificada por varios factores, como son (a) el análisis conjunto de dientes de diferentes estadios ontogenéticos (Howe, 1970), en el que la variación que sufre el diente con el desgaste se acumula y altera el resultado final; o bien, (b) la acumulación de variación del tamaño durante el tiempo de depósito (Figura 9). Es lógico pensar que la variabilidad presente en una población tienda a ser mayor en una tanatocenosis que en una población natural. En una tanatocenosis, se está midiendo el conjunto de los cambios que sufren, tanto la media de una población de cierta variable, como su desviación a lo largo del tiempo. En una población natural, por el contrario, solamente se mide la media y dispersión de un momento dado (t_0). La variación de la tanatocenosis es el resultado final de la sobreposición de las

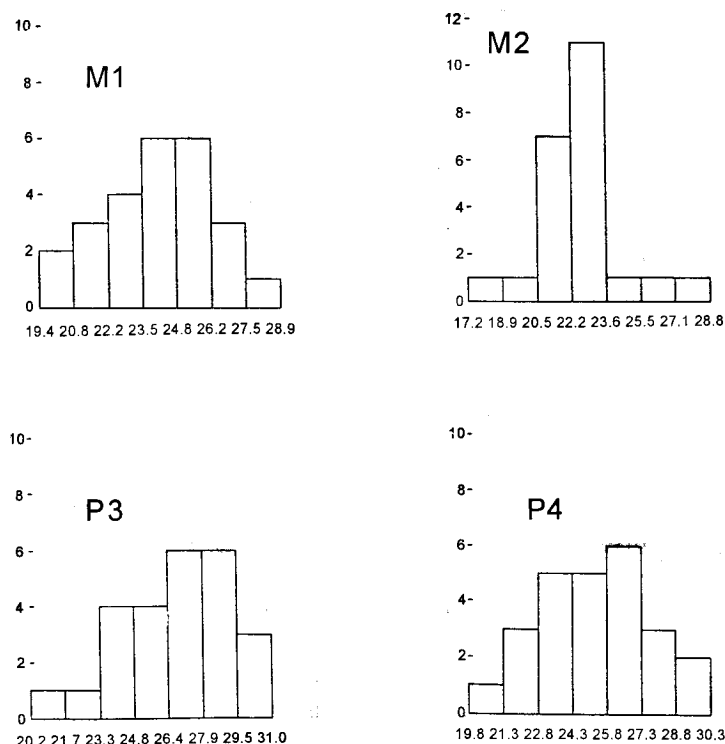


Figura 9.- Distribución de frecuencia relativa de diámetros anteroposteriores en P3-M2.

variancias en el tiempo. A pesar de que las variancias de la población en cierto tiempo sean pequeñas, la variación acumulada en la tanatocenosis sería relativa a las dimensiones máximas y mínimas alcanzadas por la población durante su depósito. Así, en la tanatocenosis se preserva una muestra mezclada del cambio fenotípico.

ANÁLISIS DE OTROS PARÁMETROS CUANTITATIVOS

A pesar de que no existen argumentos actuales sobre los cuales discutir las distribuciones de la cuadratura dental—índice Tr/Ap—(Tablas 6 y 7; Figuras 10 y 11) o de la longitud relativa del protocono—índice Lp/Ap—(Tabla 8; Figura 12), es interesante observar que los resultados son consistentes con aquéllos expuestos anteriormente, y más aún cuando no existe una verdadera dependencia entre datos y análisis.

Tabla 6.- Variación de índices Tr/Ap en denticiones P³/₃-M²/₂.

Elemento	n	IO	MI	%VE	X	s	CV	Ks
SUPERIORES								
P3	24	0.85-1.10	0.24	22.73	0.97	0.05	5.14	0.31
P4	28	0.82-1.10	0.27	25.45	0.98	0.07	7.04	-0.33
M1	21	0.80-1.18	0.37	32.20	1.04	0.09	8.94	0.73
M2	22	0.88-1.19	0.31	26.05	1.00	0.07	7.80	0.23
INFERIORES								
P3	23	0.46-0.79	0.33	41.77	0.59	0.07	12.20	1.63
P4	25	0.45-0.71	0.26	36.62	0.59	0.06	11.02	-0.05
M1	25	0.49-0.76	0.26	35.53	0.60	0.05	9.67	1.90
M2	22	0.48-0.74	0.26	36.84	0.59	0.06	11.02	0.03

De esta información, solamente es interesante resaltar que los intervalos de variación entre extremos del índice Tr/Ap en dientes superiores son significativamente más bajos que los presentados en los diámetros anteroposteriores: los porcentajes de variación van sólo del 22.73% (P³) a 32.2% (M¹), con coeficientes de variación de 5.14 y 8.94, respectivamente. En dientes inferiores, los intervalos y coeficientes de variación son muy altos y ligeramente mayores que en el resto de los casos (CV>10; Tablas 6 y 7).

MORFOLOGÍA

En los molares y premolares se observó que existe un

Tabla 7.- Resumen analítico de las curvas de índice Tr/Ap en P³/₃-M²/₂.

Elemento	@	#	\$	&	*	CV<10	Ks<-1
SUPERIORES							
P3	0.87-1.07	2	8.33	-	-	-	-
P4	0.84-1.12	1	3.57	-	-	-	-
M1	0.87-1.21	1	4.76	-	-	-	-
M2	0.87-1.13	1	4.55	-	-	-	-
INFERIORES							
P3	0.45-0.73	1	4.35	-	-	√	-
P4	0.47-0.71	1	4.00	-	-	√	-
M1	0.50-0.70	2	8.00	-	-	-	-
M2	0.48-0.70	1	4.55	-	-	√	-

@ = Intervalo promedio máximo estimado. # = Número de datos fuera de IE. \$ = Porcentaje de datos fuera de X ± 2s. & = Modas separadas por 2s. * = Inflexiones separadas por 2s.

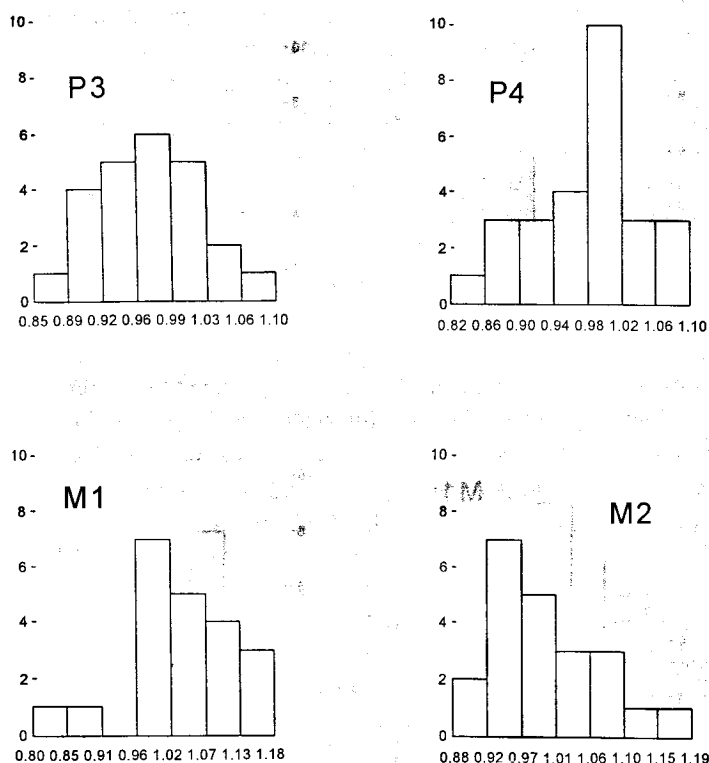


Figura 10.- Distribución de frecuencia relativa de índices Tr/Ap en P³-M².

cierto tipo morfológico que se presenta con mayor frecuencia. Aparentemente, cada una de las características analizadas tiene una forma independiente de las otras. Por ejemplo, el hecho de que los protoconos sean alargados, no necesariamente implica que éstos terminen en punta; del mismo modo, el hecho de que los estilos sean pronunciados, no se correlaciona con la forma de su ápice.

La frecuencia de aparición de cada una de las formas reconocibles para denticiones superiores se presenta en la Tabla 9, y, para las inferiores, en la Tabla 10. Asimismo, en la Figura 13 se ilustra las formas comunes y las poco frecuentes presentes en la población de Aguascalientes. La frecuencia de aparición de muchos de los caracteres abundantes casi siempre gira en torno a valores cercanos al 90% o más. Los premolares tienen menos variación en su morfología que los molares. Tal es el caso de la curvatura dental, en la que el 100% de los premolares superiores es recto, o bien que el 100% de los premolares inferiores tiene los istmos completos. Por otro lado, muchos de los caracteres abundantes en premolares presentan la forma alternativa abundante en molares. También es claro que la presencia de algunas formas está estrechamente vinculada con el tamaño del diente.

El protocono y los linguafléxidos son características consideradas de importancia taxonómica en caballos. En la población de Aguascalientes, se puede definir los protoconos fácilmente, con base en tres características: la longitud proporcional de la parte posterior del protocono en relación con el talón; la forma del borde lingual; y la forma de las terminacio-

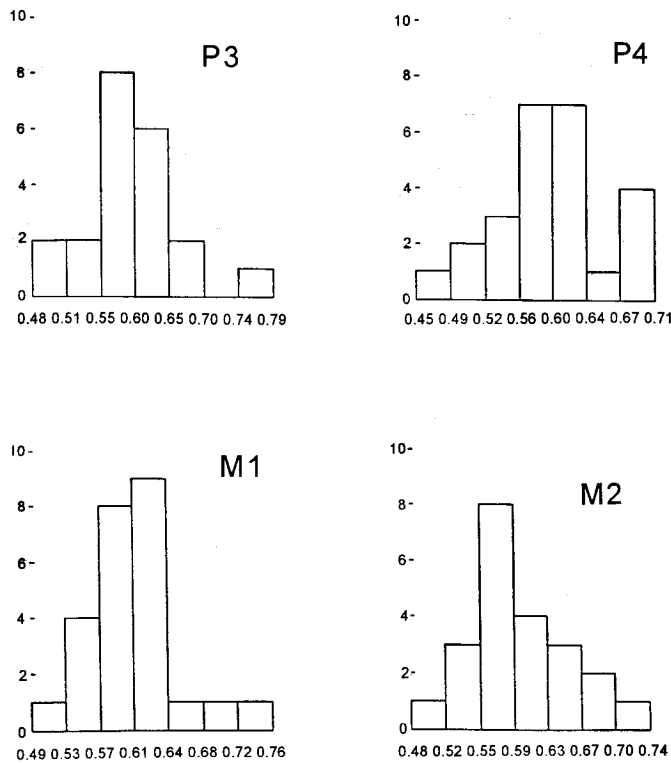


Figura 11.- Distribución de frecuencia relativa de índices Tr/Ap en P3-M2.

nes. De la misma manera, los linguafléxidos pueden presentarse en forma de V, de V aguda, con forma intermedia entre U y V, o en forma de U amplia. Antes del análisis, ambas estructuras fueron agrupadas en entidades discretas, sin embargo, debe considerarse que en todas ellas se observa un perfecto gradiente de formas.

El análisis de χ^2 en denticiones superiores indica que en ningún caso se observa diferencias significativas entre las frecuencias de aparición de las distintas formas por diente y las frecuencias esperadas. Los valores de χ^2 considerando una

Tabla 8.- Variación de longitud y resumen analítico de las curvas del índice Lp/Ap P3-M2.

A								
Elemento	n	RO	MR	%VE	X	s	CV	Ks
P3	19	0.34-0.53	0.19	34.62	0.44	0.04	9.09	-0.90
P4	22	0.41-0.61	0.20	32.79	0.51	0.06	11.76	-1.27
M1	18	0.45-0.70	0.24	35.71	0.53	0.06	11.32	1.53
M2	19	0.46-0.62	0.16	25.81	0.54	0.04	7.41	-0.83

B								
Elemento	@	#	\$	&	*	CV<10	Ks<-1	
P3	0.37-0.51	2	10.53	-	-	-	-	-
P4	0.40-0.62	-	-	-	-	✓	✓	✓
M1	0.42-0.64	1	-	-	-	✓	-	-
M2	0.47-0.61	3	-	-	-	-	-	-

@ = Intervalo promedio máximo estimado. # = Número de datos fuera de IE.
\$ = Porcentaje de datos fuera de $X \pm 2s$. & = Modas separadas por $2s$. * = Inflexiones separadas por $2s$.

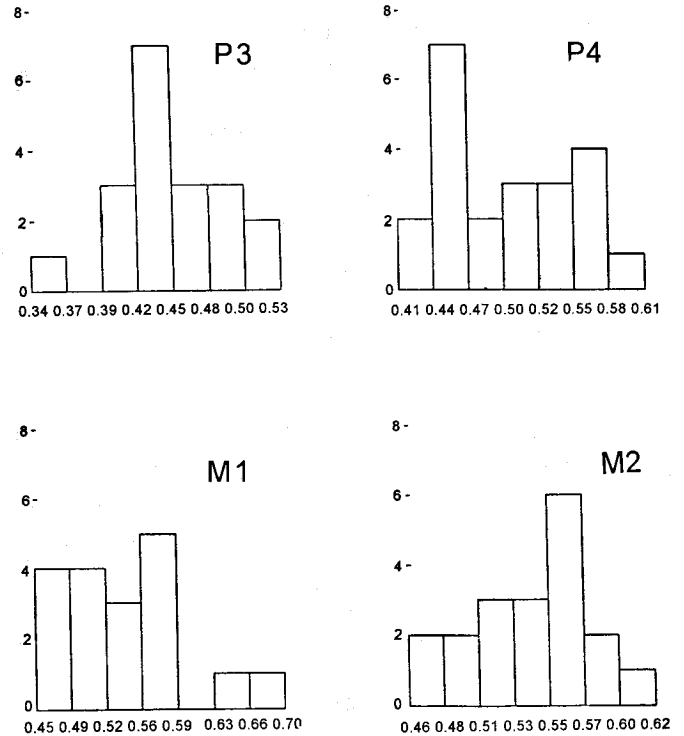


Figura 12.- Distribución de frecuencia relativa de índices Lp/Ap P3-M2.

distribución uniforme son los siguientes: P3, 6.8; P4, 12.7; M1, 17.3; M2, 12.24, a $P > 0.05$, con $gl = 11$, lo que indica que no hay heterogeneidad de la muestra. En el caso contrario, el análisis de χ^2 revela que sí existen diferencias significativas entre los valores esperados y los observados en el caso de los molares (M1, 9.18 y M2, 8.01 a $P < 0.05$, con $gl = 3$), lo cual pudiera demostrar heterogeneidad.

A pesar de que los análisis de χ^2 revelan heterogeneidad en las poblaciones de molares inferiores, no es congruente pensar que ésta sólo se presente con los molares y no con los premolares. Los valores de χ^2 en las denticiones inferiores están fuertemente influenciados por la presencia o ausencia del plicaballnido. Esta estructura se presenta aproximadamente en el 50% de los casos y siendo un carácter con mucha variabilidad, no parece ser importante en la taxonomía del grupo. Al realizar una vez más la prueba, sin incluir esta estructura, los valores obtenidos presentan diferencias no significativas en ambos casos (M1, $\chi^2 = 4.92$ y M2, $\chi^2 = 4.93$ a $P > 0.05$, con $gl = 2$).

Desde un punto de vista cualitativo, tampoco hay razones suficientes para afirmar que existe más que una población de équidos involucrada en la fauna Cedazo. A pesar de la existencia de diversas formas en los patrones dentales, las menos frecuentes están en proporciones considerablemente bajas respecto a las formas abundantes. En muchas de las características analizadas, sólo el 5% representa tipos no abundantes—e. g., en presencia del pliprotocónulo, forma y prominencia de los estilos en premolares y forma del metacónido—y en el resto de los caracteres, cuando más el 30% consiste en formas poco abundantes. Aun cuando se genera más de dos

Tabla 9.- Frecuencia de aparición de las formas alternativas en los patrones dentales de la población de équidos de la fauna Cedazo (molares y premolares superiores).

Estructura	Forma más frecuente Descripción	%	Otras Formas	%
Curvatura				
Premolares	Rectos	100		
Molares	Ligeramente curvos	95	Rectos	5
Parastilos				
Premolares	Pronunciados con la punta aplanada	100		
Molares M1	Pronunciados con punta redondeada	75	Poco pronunciado con la punta plana	25
M2	Pronunciados con punta aplanada	50	Poco pronunciado	50
Mesostilos				
Premolares	Pronunciados con la punta aplanada	95	Poco pronunciados con la punta redondeada	5
Molares	Poco pronunciados con la punta redondeada	95	Pronunciados con la punta aplanada	5
Metastilos	Terminación en punta	100		
Valle meso-metastilo				
Premolares	Profundo	90	Aplanado	10
Molares	Aplanado	90	Profundo	10
Pliprotolofos				
Premolares	Presente	90	Ausente	10
Molares	Presente	56	Ausente	44
Pliprotocónulo				
Premolares	Presente	100		
Molares	Presente	95	Ausente	5
Plihipostilo				
Premolares	Presente	79	Ausente	21
Molares	Ausente	74	Presente	26
Plicaballín				
(P3)	Presente	70	Ausente	30
(P4)	Presente	65	Ausente	35
(M1)	Ausente	65	Presente	35
(M2)	Ausente	79	Presente	21
Protocono				
Premolares	1/4 del protocono dispuesto anterior al istmo	70	1/3 ó 1/2 del protocono dispuesto anterior al istmo	30
Molares	1/4 del protocono dispuesto anterior al istmo	89	1/3 ó 1/2 del protocono dispuesto anterior al istmo	11
Premolares	Borde labial cóncavo	70	Plano	30
Molares	Borde labial cóncavo	50	Plano	50
Premolares	Ambas puntas redondeadas	100		
Molares	Ambos extremos redondeados	72	Uno o dos extremos terminan en punta	18

formas en el protocono e istmos de dientes inferiores, existe indiscutiblemente una más abundante.

Únicamente se podría reagrupar la muestra en dos submuestras distintas, con base en la prominencia de los estilos en M^1 , cuyas formas fuerte y poco prominente, están presentes en la misma proporción. Con esta característica, difícilmente se

Tabla 10.- Frecuencia de aparición de las formas alternativas en los patrones dentales de la población de équidos de la fauna Cedazo (molares y premolares inferiores).

Estructura	Forma más frecuente Descripción	%	Otras formas	%
Linguafléxido				
Premolares	En forma de V amplia	68	En forma de U o V aguda	32
Molares	En forma de V amplia	60	En forma de U o V aguda	40
Metacónido				
Premolares	Terminado en punta	100		
Molares	Terminado en punta	90	Redondeado	10
Metastilido	Terminado en punta	100		
Istmo				
Premolares	Completo	100		
Molares	Intermedio	43	Completo Sin istmo	38 19
Plicaballínido				
Premolares	Presente	59	Ausente	41
Molares	Presente	52	Ausente	48
Protostilido	Ausente	95	Presente	5

Tipo dental con mayor frecuencia en

Otros caracteres no frecuentes

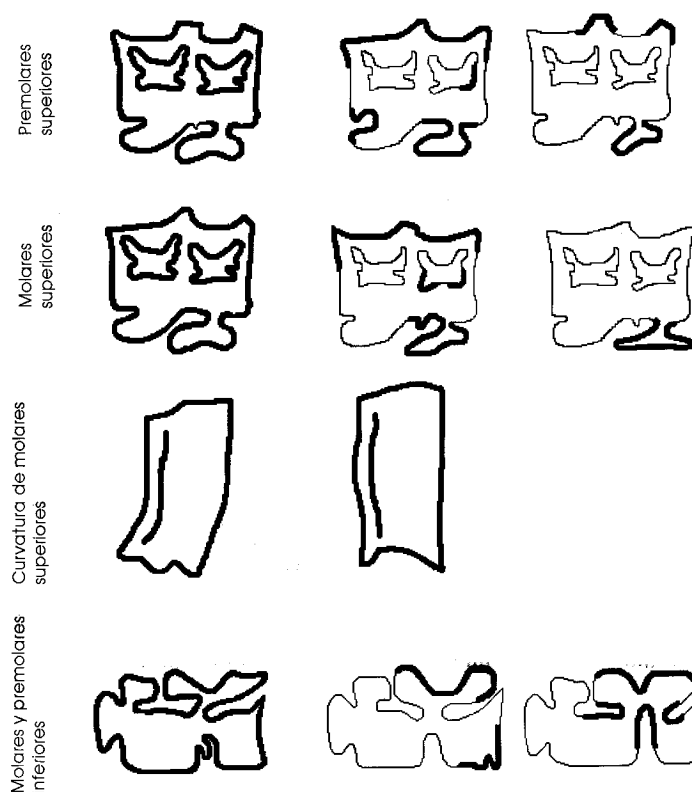


Figura 13.- Forma en los patrones dentales comunes y poco frecuentes en molares y premolares (a) superiores y (b) inferiores.

podría argumentar la presencia de dos poblaciones, ya que los elementos que posee cualquiera de las dos características, no se reagrupan con base en ninguna otra (e. g., forma del protocono). Otras características, que podrían ser utilizadas por poseer las proporciones de sus variables casi iguales, serían la presencia y ausencia del pliprotolofos —en M^{1-2} — y la presencia y ausencia del plicaballínido en todos los molares y premolares inferiores. Estas características de ninguna manera pueden ser consideradas de importancia taxonómica, porque varían en gran proporción intrapoblacionalmente, por un lado, y con el desgaste, por el otro, por lo que no son utilizables para tomar decisiones.

RECONSIDERACIÓN DE LAS ESPECIES PROPUESTAS POR MOOSER Y DALQUEST (1975) PARA LA FAUNA CEDAZO

Mooser y Dalquest (1975) mencionaron que en la fauna Cedazo existen por lo menos siete especies de équidos. La validez de cada una de ellas ha sido discutida por diversos autores, sin llegar a una conclusión convincente. En la discusión presentada en la sección anterior, quedó claro que los équidos fósiles del Cedazo pertenecen a una sola población, por lo que ésta debe ser denominada bajo un solo nombre. En esta sección se discute a cuál de las especies propuestas hasta ahora para la zona, pertenece la muestra.

EQUUS CF. CABALLUS LINNAEUS

Mooser y Dalquest (1975) asignaron a *Equus* cf. *caballus* un par de molares—FC 108 y 109—de tamaño similar a los de *E. excelsus*; la presencia del valle metacónico-metastilado, en forma de U, distingue a los dientes inferiores, sin que el linguaflexido penetre completamente dentro del istmo—tipo intermedio. Se distingue los molares superiores—FC 109—ilustrados y descritos por Mooser (1958), en su protocono alargado y triangular, similar al descrito por Savage (1951) para esta especie.

Es poco probable que los fósiles de la fauna Cedazo pertenezcan a *E. caballus*. Los caracteres dentales que supuestamente distinguen a esta especie están en proporciones muy bajas dentro de la población. A pesar de que la presencia de istmos intermedios es considerada propia de *E. caballus* (Bennett, 1980, figs. 2, 2c), la presencia de varios individuos, con istmos completos en los molares, sugiere su proximidad taxonómica con el subgénero *Asinus* y no con el grupo de los caballinos, al cual pertenece *E. caballus*. De igual manera, la presencia de protoconos triangulares solamente es observable en unos pocos dientes superiores y no es un tipo morfológico abundante en la muestra.

Los hallazgos de *Equus caballus*, tanto en Estados Unidos de América como en Canadá, han sido muy cuestionados (Mooser y Dalquest, 1975; Dalquest, 1978, 1988). Del Castillo (1869) registró esta especie para el valle de México; Ferrusquía-Villafranca y Torres-Roldán (1980) lo hicieron también para la fauna local El Carrizal, en Baja California Sur. Dalquest (1978) cambió de opinión respecto a la presencia de *E. caballus* en América del Norte, y para defender su argumento sugirió que las especies asignadas a este taxón más bien sean individuos aberrantes de *E. excelsus*.

EQUUS (HEMIONUS) CALOBATUS TROXELL

Mooser y Dalquest (1975) asignaron a esta especie un cráneo en muy buen estado asociado a su mandíbula inferior—FC 686. Lo describen someramente ilustrando el cráneo y las superficies oclusales de las dentaduras superiores e inferiores (Mooser y Dalquest, *op. cit.*, figs. 7 y 8). Estos autores argumentan que los patrones dentales de la serie inferior sean “como los figurados por Skinner y Hibbard (1972)” sin abundar más sobre el asunto. No obstante lo anterior, a pesar de poseer el cráneo, no fue utilizado para su determinación.

Bennett (1980) comparó los cráneos de diferentes especies del género *Equus* y estableció que la presencia de la cresta lambdoidal, corta y cuadrada, es una sinapomorfia del grupo *Equus conversidens*, *E. kiang*, *E. onager*, *E. francisci* y *E. scotti*. Esta característica está presente en el ejemplar FC 686 del Cedazo, y no se comparte con *E. calobatus*.

Equus calobatus nunca ha sido formalmente registrado para el país. Hay (1930 *fide* Barrios-Rivera, 1985), en un listado de la fauna pleistocénica de América del Norte, men-

cionó esta especie para el valle de México. Este registro, sin embargo, se considera muy dudoso, ya que no se precisa la localidad exacta ni quién la sugiere. Dado el poco material referido a este taxón, Barrios-Rivera (1985) propuso que los ejemplares de Aguascalientes pudieran ser *E. mexicanus*, también caracterizados por su talla grande. Esta conclusión parece ser poco probable, ya que una de las diferencias elementales de *E. mexicanus*, con otras especies fósiles y vivientes, es la presencia de metapodiales robustos (Bennett, 1980). Según puede concluirse a partir de los datos en las tablas 3 y 4 de Mooser y Dalquest (1975, *op. cit.*), en Aguascalientes nunca se ha encontrado este tipo de metapodiales; y según Winans (1985, 1989), *E. calobatus* posee metapodiales esbeltos. Debido a la falta de evidencia, se asume como correcta la sugerencia de Barrios-Rivera (1985) cuando considera a *E. calobatus* como *nomina nudum* para el registro pleistocénico mexicano.

EQUUS EXCELSUS LEIDY

Mooser y Dalquest (1975) consideraron la presencia de *E. excelsus* en la fauna local Cedazo después de que Morris F. Skinner (comunicación personal) les indicara que un grupo de dientes pudiera pertenecer a esta especie. Mooser y Dalquest (*op. cit.*) lo describen como un caballo de tamaño medio—más grande que *E. conversidens*—y con patrones dentales muy simples, inclusive en estadios tempranos de uso. Éste es el único argumento para la asignación a esta especie.

Equus excelsus fue descrito e ilustrado por Leidy (1869) para Nebraska. Gidley (1901) consideró la descripción insuficiente y enfatizó la simplicidad de los patrones dentales, incluso en dientes muy jóvenes, observando la ausencia del plicaballín. Consideró a la especie no bien definida y sugirió la necesidad de encontrar más especímenes de la localidad que muestren las mismas características.

Evidentemente, la ausencia del plicaballín no es una constante entre los ejemplares de la fauna Cedazo asignados a *E. excelsus*. La mayoría de ellos presenta este pliegue y su ausencia más bien se debe a variabilidad individual. Por ello, es erróneo haber asignado esos especímenes a una especie fundamentada por una característica de poca validez taxonómica.

En México, el nombre *E. excelsus* fue muy utilizado por autores de las primeras décadas de este siglo y finales del pasado, al determinar ejemplares muy incompletos o dientes aislados de équidos (*e. g.*, Cope, 1884; Felix y Lenk, 1891 y Hay, 1915). Los ejemplares de Cope (*op. cit.*) fueron renombrados por Villada (1903) como *E. occidentalis*, siguiendo la rectificación de Leidy (1869); posteriormente, Hibbard (1955) utilizó uno de estos ejemplares como holotipo de la nueva especie *E. mexicanus*.

De acuerdo con Kurtén y Anderson (1980), esta especie solamente presenta descripciones formalmente válidas para Nebraska (Leidy, 1869) y para Aguascalientes (Mooser y Dalquest, 1975). Savage (1951) le dio el carácter de *nomen*

vanum, debido a la imposibilidad de encontrar topotipos para su estudio, y Winans (1985) lo consideró *nomen dubium*. Estas propuestas relegan a esta especie como taxón válido, al cual se puede referir la población de équidos del Cedazo.

EQUUS (PARASTYLIDEQUUS) PARASTYLIDENS MOOSER

Mooser (1958, fig. 25) describió esta especie a partir de un fragmento de la rama mandibular derecha—FC 107—con todos los premolares presentes. Posteriormente, Mooser y Dalquest (1975) anunciaron el hallazgo de otra rama mandibular—FC 677; fig. 5, abajo. Los dientes de ambos especímenes tienen la característica peculiar de poseer parastílicos en P₃₋₄, a pesar de que el resto de los patrones dentales, así como el tamaño, son similares a los del promedio de la población.

Es importante resaltar que los parastílicos de Mooser (1958), Mooser y Dalquest (1975) y Dalquest (1978, 1988) se refieren al pliegue anterolabial que presenta el protocónido. Este pliegue corresponde verdaderamente a la estructura llamada protostílico (M.T. Alberdi, comunicación escrita, 6-II-1992; cf. Eisenmann, 1976).

La presencia de protostílicos no es una característica frecuente dentro del género *Equus*. Dalquest (1978) menciona que no ha visto otro ejemplar de *Equus* del Pleistoceno de América del Norte que los presente. Contrariamente a esta afirmación, varios investigadores han mencionado la presencia de protostílicos en distintos ejemplares del género *Equus* o especies afines; por ejemplo, M₃ del ejemplar 401 (1) de *E. cf. (Hesperohippus) mexicanus* ilustrado por Hibbard (1955, fig. 5b); el ejemplar 49-36 (*ibid.*, fig. 2b), asignado a *E. conversidens*, que presenta un pequeño protostílico en el M₂; en los molares del holotipo de *Onager altidens* (Quinn, 1957); en el P₄ del holotipo de *Dinohippus ocotensis* (*Hippotigris ocotensis* [= *Dinohippus mexicanus*] cf. Mooser, 1957, fig. 1) especie con gran afinidad a *Equus* y posible ancestro de este género (Lance, 1950); y en los P₃₋₄ del holotipo de *Astrohippus albidens* (= *Astrohippus stockii* Mooser, 1968), controvertido ancestro del género *Asinus* (Dalquest, 1988).

De acuerdo con esto, parece ser que la presencia de protostílicos es más un carácter ocasional en todas las especies de *Equus*, que un carácter diagnóstico de alguna especie. Dada la baja frecuencia de aparición de este carácter, no es de esperarse que los ejemplares considerados *E. parastylidens* sean la excepción. La presencia de protostílicos en la población de Aguascalientes es tan poco frecuente como en cualquier otra. Dalquest (1988) mencionó correctamente que la presencia de protostílico puede ser de importancia taxonómica a nivel de especie; sin embargo, solamente lo será cuando esta estructura se presente en frecuencias altas dentro de la población (e. g., en *E. zebra*).

EQUUS (HESPEROHIPPIUS) MEXICANUS HIBBARD

La descripción presentada por Mooser y Dalquest (1975)

para *Equus mexicanus*, al igual que para *E. calobatus* es escueta, y no presenta figuras. Estos autores asignan a esta especie dos ejemplares—FC 768, 679—con la dentadura muy desgastada, así como al holotipo de *Onager oviedo* Mooser (IGM 5262; Mooser, 1958), diente aislado también muy desgastado. Argumentan que el tamaño y la apariencia del cráneo y de las dentaduras son similares a los del holotipo de *E. (Hesperohippus) mexicanus*, descrito por Hibbard (1955) para el Valle de México.

E. mexicanus es una especie considerada válida por muchos de los autores (Carranza-Castañeda y Miller, 1987); Eisenmann (1980), por su parte, sugirió su similitud con *E. stenonis*; Bennett (1980) la distinguió de la misma; y, recientemente, Winans (1989) la incluyó dentro de *E. laurentius*.

Equus mexicanus es un caballo grande que habitó en el altiplano de México durante el Pleistoceno tardío. En un principio parecía que los ejemplares de Aguascalientes asignados a esta especie y *E. calobatus* pudieran agruparse conjuntamente en la primera, como sugiere Barrios-Rivera (1985). Sin embargo, el hallazgo reciente de un par de dientes superiores jóvenes asociados P⁴-M¹—IGM 5965—de grandes dimensiones, dio una pauta contraria. A pesar de su gran tamaño, sus patrones dentales son muy similares a lo que Mooser y Dalquest (1975) llaman *E. excelsus*, es decir, muy similares a los del promedio de la población. Lo anterior, aunado a la escasez de ejemplares similares a *E. mexicanus* en la fauna Cedazo, no puede más que considerarse como ejemplares grandes de la misma población.

EQUUS (HEMIONUS) TAU OWEN

Para Mooser y Dalquest (1975), *E. tau* es la especie más pequeña en la fauna. Su determinación se basa en la similitud que presenta un par de series dentales—FC 673 y 674—con los dientes del holotipo de *E. tau* (Owen, 1869). Según Mooser y Dalquest (*op. cit.*), al comparar los patrones dentales, el tamaño de los dientes y las dimensiones de las series dentales superiores de Aguascalientes, resultan idénticas a los del holotipo.

Estos autores (Mooser y Dalquest, *op. cit.*) mencionan que Owen (1869) designó como holotipo de esta especie a una mandíbula inferior con dentición decidua y no a la serie dental superior, que también ilustra el mismo autor (Owen, *op. cit.*, lám. LXI, figs. 4 y 5). El hecho de que la serie dental inferior ilustrada sea caduca, imposibilita automáticamente su comparación morfológica con cualquier otro espécimen. No es explicable cómo es que Mooser y Dalquest (1975) afirman la similitud del ejemplar FC 673 con el tipo. Por otro lado, las denticiones superiores del Cedazo, igualmente asignadas a esta especie, tampoco son comparables, ya que se encuentran completamente desgastadas por el uso.

A pesar de estas contradicciones, es claro que en la fauna Cedazo existen especímenes con dimensiones apreciablemente más pequeñas en relación con el promedio de la población.

Por ejemplo, en los tratamientos estadísticos, FC 673 permaneció separado de la media poblacional por más de 2s y su P^3 quedó incluso alejado hasta 3s. Una causa posible del notable alejamiento de este ejemplar respecto a la media del grupo es por la reducción del diámetro anteroposterior con el desgaste, incrementando las diferencias. Como es sabido, esta dimensión disminuye bruscamente cerca de la raíz del diente.

Los ejemplares de talla pequeña de Aguascalientes se presentan en frecuencias muy bajas (<5.0%) en relación con el resto de caballos del área; lo cual significa que no se trata de una población diferente. FC 673 mide $P^2-M^3 = 119.20$ mm y es más pequeño que el intervalo propuesto por Dalquest (1979) para *E. tau* (120-135 mm), pero FC 672, también pequeño, mide 138.9 mm y sobrepasa el intervalo presentando dimensiones más próximas al intervalo supuesto para *E. conversidens* (140-155 mm). La carencia de una agrupación discreta de caballos pequeños indica que existe una perfecta gradación entre los límites de las dimensiones sugeridas para ambas especies.

E. tau ha sido una especie muy discutida, es considerada válida por muchos autores (Barrios-Rivera, 1985; Cobo, 1987; Dalquest, 1979; Kurtén y Anderson, 1980), pero, a la vez, es considerada sinónimo de *E. conversidens* o *E. francisci* por otros autores (Hibbard, 1955; Dalquest y Hughes, 1965), mientras que Winans (1985), por su parte, la considera *nomen dubium*. El hecho de que *E. tau* y *E. conversidens* estén en simpatria, tanto en el valle de México como en Aguascalientes, es un argumento convincente para sostener su sinonimia. Después del presente estudio, no queda duda de que *Equus tau* es una forma pequeña de *E. conversidens*.

EQUUS CONVERSIDENS OWEN

Para Mooser y Dalquest (1975, cf. Dalquest, 1979), *E. conversidens* es uno de los caballos pequeños más abundantes de la fauna Cedazo; asignan a esta especie una serie de elementos de tamaño y patrón dental que consideran "casi idénticos" a los del holotipo. Aunque la historia de la especie es un poco compleja, *Equus conversidens* es considerada válida por una gran parte de los autores recientes (Carranza-Castañeda y Miller, 1987); aun cuando Winans (1985) sugiere que deba considerarse *nomen dubium*. Esta especie ha sido registrada para gran parte del territorio nacional, Estados Unidos de América y Canadá.

El holotipo consiste en un paladar y un maxilar superiores, con ambas series dentales completas, ilustradas correcta y detalladamente por Hibbard (1955). Los ejemplares similares a *E. conversidens* asignados por Mooser y Dalquest (1975) a esta especie, no presentan problema. Todos ellos son similares en tamaño y morfología. Una diferencia básica es que el surco preprotoconal de los dientes del holotipo es más profundo que el promedio de las denticiones superiores de los ejemplares de Aguascalientes. Esto hace que el protocono presente el talón corto en relación con su longitud.

La morfología dental que presentan los ejemplares asignados a *E. conversidens* es idéntica a aquélla del promedio de la población de Aguascalientes (*i. e.*, idénticos a aquéllos de los ejemplares asignados a *E. excelsus*). La similitud entre estas dos especies no es novedosa, ya Felix y Lenk (1891) observaron su semejanza morfológica. Además, sobresale el hecho de que en diversos trabajos de principios de siglo, cada vez que se menciona la presencia de *E. excelsus*, también se menciona en simpatria a *E. conversidens* o a alguna de sus sinonimias (*e. g.*, *E. barcenaei*). De acuerdo con los principios ecológicos expuestos anteriormente, esto sugiere que ambas especies sean sinónimas.

La sinonimia de *E. tau* con *E. conversidens* en la fauna Cedazo fue discutida en párrafos anteriores. También fue discutida la sinonimia de *E. caballus* de la fauna Cedazo con *E. excelsus*, así como la semejanza de esta última especie con *E. parastylidens*. Con esto, parece ser que de todas las especies de équidos hasta ahora mencionadas, *E. conversidens* es la única sostenible para el área. De ser esto cierto, significaría que el promedio dimensional de la especie, según lo presenta el holotipo, parece estar subestimado. En la población de Aguascalientes, los ejemplares similares a *E. conversidens* tienen un tamaño promedio 10% mayor que el que tiene el holotipo.

El único cráneo conocido de la fauna Cedazo, a pesar de sus grandes dimensiones, también presenta características similares a las esperadas para *E. conversidens*. Este ejemplar, además de tener la cresta lambdoidal corta y cuadrada, se caracteriza por presentar una proporción longitud de diastema/longitud de serie dental/longitud del basicráneo igual a 26:43:31. Esta proporción es similar a la que presentan organismos de hocico alargado (26:41:33) y difiere de las de *E. onager*, *E. francisci* y *E. scotti* (20:50:30), con hocicos cortos (Bennett, 1980). La presencia de hocico alargado es una característica primitiva que comparte *E. conversidens* con otros caballos. A pesar de que el hocico alargado es común en caballos del subgénero *Equus*, esta característica es solamente compartida por *E. conversidens* y *E. kiang* entre las especies del subgénero *Asinus*.

Las características dentales, que tradicionalmente han sido utilizadas para reconocer y diferenciar especies de équidos fósiles, parecen ser de poca validez. Las estructuras, como la forma del protocono en dientes superiores y la forma del linguaflexido en dientes inferiores, son poco informativas. Dalquest (1988) demostró que, a pesar de que la forma del linguaflexido es útil para definir caballos europeos, su utilización en caballos norteamericanos no es precisa; del mismo modo, Forsten (1982) demostró que no hay forma de diferenciar équidos con base al tamaño relativo del protocono. La gran variabilidad que la población de Aguascalientes exhibe en estas dos estructuras corroboró estos puntos de vista. Bennett (1980) afirmó que es posible distinguir subespecies, con base en la forma del istmo en molares inferiores; sin embargo, este carácter resulta ambiguo cuando existe un gradiente morfoló-

gico, como lo presenta la muestra estudiada. En los caballos de Aguascalientes, la presencia de istmo completo no es un carácter dominante, cuando debiera serlo.

Winans (1985, 1989) presentó resultados consistentes con los del presente estudio. Concuere en considerar a distintos elementos de la población de Aguascalientes como parte de una unidad morfológica, incluida en el grupo *E. francisci* (= *E. conversidens*). En su análisis, *E. parastylidens* quedó fuera, y es sinonimizado con *E. scotti*. Según describe este mismo autor, con su metodología solamente es posible asociar el material muy incompleto—como fue el espécimen de *E. parastylidens* que utiliza, observación personal—incluyéndose en agrupaciones previamente establecidas. Al tratar a *E. parastylidens* como un ejemplar único, y no como miembro de una población que varía, los pocos caracteres que son susceptibles de ser analizados, lo van a aproximar a un grupo de caballos con datos similares. La inclusión de *E. parastylidens* en *E. scotti* es, sin duda, solamente un artificio del método.

Los especímenes de Aguascalientes deben ser referidos a *E. conversidens*, de acuerdo con las siguientes consideraciones:

- 1—Los patrones morfológicos en los molares son similares a los del holotipo (Hibbard, 1955), a pesar de que su tamaño es menor que la media de la población de Aguascalientes.
- 2—Las características diagnósticas que diferencian a las demás especies propuestas por Mooser y Dalquest (1975) para la localidad, existen en proporciones sumamente bajas dentro de la población. Estos elementos poseen patrones dentales poco comunes, aun cuando pertenecen a una misma especie.
- 3—*E. tau* y *E. excelsus* han sido descritas en simpatria con *E. conversidens* o con alguna de sus sinonimias anteriores para diversas partes de México. Esto corrobora que las tres especies son una sola; dada la imposibilidad ecológica de coexistencia de dos especies de équidos en un mismo lugar. Los especímenes más grandes—asignados a *E. calobatus* y *E. mexicanus*—debido a su baja frecuencia de aparición, indudablemente deben asignarse a la misma especie que el resto de la población.
- 4—*E. conversidens* es la primera y única especie válida de las descritas para el Pleistoceno inferior de América del Norte (Kurtén y Anderson, 1980) y de México (Ferrusquía-Villafra, 1978). Aunque Bennett (1980) también considera válidas a *E. calobatus* y *E. scotti*, estas dos especies presentan denticiones de dimensiones bastante mayores que la $X \pm 2s$ presentada por la población de équidos de Cedazo.

CONCLUSIONES

El análisis cuantitativo y cualitativo presentado discrepa considerablemente de la propuesta de Mooser y Dalquest (1975), sobre la naturaleza de los équidos de Aguascalientes. La modificación nomenclatural, la conjunción y la disyunción

de especies propuestas por otros investigadores, tampoco parecen ser congruentes con los resultados. La carencia de características morfológicas taxonómicamente importantes, que dividan la población de équidos del Cedazo, sugiere que solamente una especie habitó en esta área durante el Pleistoceno temprano. Algunos ejemplares no concuerdan con los caracteres y tamaños del promedio poblacional, y están presentes en baja frecuencia y son interpretados como variantes del tipo abundante.

El conjunto de características, que exhibe la población de équidos del Pleistoceno de Aguascalientes, sugiere que puede ser referida a la especie *Equus conversidens*. A pesar de que el tipo morfológico típico de la población de Cedazo es similar al de esta especie, su tamaño es casi 10% mayor y se aproxima al promedio de otras especies pleistocénicas.

Debe tomarse en cuenta que, con base en el análisis presentado, no se puede descartar la posibilidad de que en la población de Aguascalientes haya dos poblaciones no distinguibles a partir del análisis de caracteres dentales; es posible que existan inmersas dos especies plenamente distinguibles en la misma población muestral. Si este fuera el caso, sería necesario distinguir el desplazamiento de algún carácter con importancia ecológica y demostrar la existencia de estas dos poblaciones. Tal solución pudiera surgir del análisis de metapodiales.

Para llegar a una conclusión precisa sobre la naturaleza de los équidos en la fauna Cedazo, es recomendable el análisis conjunto de otros elementos esqueléticos, tales como cráneos y metapodiales. La información y el material con el que actualmente se cuenta han permitido hacer un análisis y comparar datos similares en función de una hipótesis. Las revisiones meramente descriptivas que han sido hechas hasta ahora no proporcionan resultados comprobables. Es necesario, así, introducir criterios, tales como la frecuencia de aparición de formas aberrantes relativa a las comunes, dentro de una muestra; o bien una hipótesis geográfico-ecológica que, como se ha visto, imposibilita la aparición simultánea de más de una especie de équidos, si no se demuestra desplazamiento de caracteres.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a todas aquellas personas que de alguna manera contribuyeron a la realización del presente estudio. En especial, se agradece a los Dres. Fernando Ortega-Gutiérrez, entonces Director del Instituto de Geología, y Enrique Martínez-Hernández, Jefe del Departamento de Paleontología del mismo Instituto, las facilidades y apoyo prestados. Asimismo, extienden su agradecimiento al M. en C. Luis Espinosa-Arrubarrena, a los Dres. Oscar Flores-Villela y Juan Núñez-Farfán por la revisión del escrito original, que fue la tesis de licenciatura del primer autor. Una parte del material de équidos de la fauna Cedazo fue puesta a nuestra disposición por los M. en C. Ángel

Silva-Bárcenas y Rodolfo Corona-Esquivel, del Museo del Instituto de Geología, y por el Biól. José Alberto Rodríguez, quien nos permitió el acceso a su colección particular de fósiles.

Se agradece también a los Dres. María Teresa Alberdi e Ismael Ferrusquía-Villafranca por la revisión crítica y los atinados comentarios que, sin duda, mejoraron el artículo. Las comparaciones con el material fósil de équidos de Guanajuato y del valle de México fueron facilitadas por el Dr. Oscar Carranza-Castañeda. Del mismo modo, el Dr. Santiago Aja permitió a los autores el acceso a la colección de cráneos recientes de caballos del Departamento de Anatomía de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UNAM. Una parte del material fósil recolectado en las temporadas de campo se debe al Sr. Gerardo Álvarez. Las Figuras 1, 2 y 3 fueron realizadas por el Sr. Fernando Vega.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Álvarez, Ticul, 1965, Catálogo paleomastozoológico mexicano: México, D.F., Instituto Nacional de Antropología e Historia, p. 47-52.
- Álvarez, Ticul, y Ocaña, Aurelio, 1987, Nomenclatura específica de los équidos del Pleistoceno de México: México, D.F., Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Anales, v. 31, p. 125-132.
- Avilés-Mariño, A.L., 1985, Los équidos de una nueva localidad del Henfiliano (Plioceno medio) de la mesa central de México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis profesional, 52 p. (inédita).
- Bader, R.S., 1956, A quantitative study of the Equidae of the Thomas Farm, Miocene: Cambridge, Massachusetts, Harvard College, Museum of Comparative Zoology Bulletin, v. 115, p. 49-78.
- Barrios-Rivera, Hiram, 1985, Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis profesional, 225 p. (inédita).
- Bennett, D.K., 1980, Stripes do not a zebra make; Part I, A cladistic analysis of *Equus*: Systematic Zoology, v. 29, p. 272-287.
- Brown, W.L., y Wilson, E.O., 1956, Character displacement: Systematic Zoology, v. 5, p. 49-64.
- Carranza-Castañeda, Oscar, y Ferrusquía-Villafranca, Ismael, 1979, El género *Neohipparion* (Mammalia-Perissodactyla) de la fauna local Rancho El Ocote (Plioceno medio) de Guanajuato, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, v. 3, p. 29-38.
- Carranza-Castañeda, Oscar, y Miller, W.E., 1987, Rediscovered type specimens and other important published Pleistocene mammalian fossils from central Mexico: Journal of Vertebrate Paleontology, v. 7, p. 335-341.
- Cobo, M.P., 1987, Posición taxonómica y estratigráfica de *Equus* (Mammalia-Perissodactyla) de los sedimentos del Cenozoico tardío de Guanajuato, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, tesis profesional, 30 p. (inédita).
- Cope, E.D., 1884, The extinct Mammalia of the valley of Mexico: American Philosophical Society, Proceedings, v. 22, p. 1-21.
- Dalquest, W.W., 1978, Phylogeny of American horses of Blancan and Pleistocene age: Zoologica Fennici, Annales, v. 15, p. 191-199.
- , 1979, The little horses (genus *Equus*) of the Pleistocene of North America: American Midland Naturalist, v. 101, p. 241-244.
- , 1988, *Astrohippus* and the origin of Blancan and Pleistocene horses: Museum, Texas Tech. University, Occasional Papers, núm. 116, 23 p.
- Dalquest, W.W., y Hughes, J.T., 1965, The Pleistocene horse *Equus conversidens*: American Midland Naturalist, v. 74, p. 408-417.
- Del Castillo, Antonio, 1869, Säugethierrreste aus der Quartär-Formation des Hochtales von Mexico: Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft, v. 21, p. 479-482.
- Eisenmann, Vera, 1976, Le protostylide: valeur systématique et signification phylétique chez les espèces actuelles et fossiles du genre *Equus* (Perissodactyla, Mammalia): Sonderdruck aus Zeitschrift fuer Säugetierkunde Bd., v. 41, p. 349-365.
- , 1980, Les chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels; cranes et dents jugales supérieures: París, Francia, Cahiers de Paléontologie, Centre National de la Recherche Scientifique, p. 18 (resumen).
- , 1985, Indications paléocologiques fournières par les *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) Pliocene et Pléistocène d'Afrique, in Plio-Pléistocène: Masson, París, p. 57-79.
- Felix, Johannes, y Lenk, Hans, 1891, Beiträge zur Geologie und Palaeontologie der Republik Mexico; III Teil: Palaeontographica, v. 37, p. 117-210.
- Ferrusquía-Villafranca, Ismael, 1978, Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America, in Ferrusquía-Villafranca, Ismael, ed., Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 101, p. 193-329.
- Ferrusquía-Villafranca, Ismael, y Torres-Roldán, Víctor, 1980, El registro de mamíferos terrestres del Mesozoico y Cenozoico de Baja California, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, v. 4, p. 56-62.
- Forsten, Ann, 1982, Indices in Equid systematics and phylogeny: Zoologica Fennici, Annales, v. 19, p. 183-191.
- , 1986, Chinese fossil horses of the genus *Equus*: Zoologica Fennica, Acta, v. 181, p. 1-40.
- Gidley, J.W., 1901, Tooth characters and revision of the North American species of the genus *Equus*: American Museum of Natural History Bulletin, v. 14, p. 91-142.
- Gust, Sherri, y Scott, E.G., 1989, Morphological indicators of paleoenvironment—the Rancho La Brea horse through time: Journal of Vertebrate Paleontology, v. 9, p. 24A (resumen).
- Hay, O.P., 1915, Contributions to the knowledge of the mammals of the Pleistocene of North America: U.S. National Museum, Proceedings, v. 48, p. 515-575.
- , 1930, Second bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America: Carnegie Institution of Washington, Publication 390, v. 2, 1074 p.
- Hernández-Láscaras, Delfino, 1981, Estratigrafía de la región central de Aguascalientes, Ags., México: México, D.F., Sociedad Geológica Mexicana, La Gaceta Geológica, v. 6, p. 17-40.
- Hibbard, C.W., 1955, Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra superior) Formation, valley of Tequisquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene forms: University of Michigan, Museum of Paleontology Contributions, v. 12, p. 47-96.
- Howe, J.A., 1970, The range of variation of *Equus (Plesippus) simplicidens* Cope from the Broadwater quarries of Nebraska: Journal of Paleontology, v. 44, p. 958-968.
- Krebs, C.J., 1985, Ecología: Editorial Harlam, p. 295-313.
- Kurtén, Björn, y Anderson, Elaine, 1980, Order Perissodactyla—Pleistocene mammals of North America: Nueva York, Columbia University Press, p. 238-244.
- Lance, J.F., 1950, Paleontología y estratigrafía del Plioceno de Yepómeca, Estado de Chihuahua; parte 1, Équidos excepto *Neohipparion*: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín 54, 83 p.
- Leidy, Joseph, 1869, On the extinct Mammalian fauna of Dakota and Nebraska: Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Journal, v. 2, p. 257-401.
- Lundelius, E.L., Jr., 1972, Vertebrate remains from the Gray Sand—Blackwater locality N.1, a stratified early man site in eastern New Mexico: Fort Burgwin Research Center Publication, v. 8, p. 148-163.
- Lundelius, E.L., y Stevens, Margaret, 1970, *Equus francisci* Hay, a small stilt-legged horse of middle Pleistocene of Texas: Journal of Paleontology, v. 44, p. 148-153.
- MacFadden, B.J., 1992, Fossil horses: Nueva York, Cambridge University Press, 369 p.
- Montellano-Ballesteros, Marisol, 1989, Late Cenozoic mammal faunas from Aguascalientes, Mexico: Journal of Vertebrate Paleontology, v. 9, Supp. 33A.
- , 1990 (1992), Una edad del Irvingtoniano al Rancholabreano para la fauna

- Cedazo del Estado de Aguascalientes: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista, v. 9, p. 195-203.
- Mooser, Oswaldo, 1958, La fauna "Cedazo" del Pleistoceno en Aguascalientes: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales, v. 29, p. 408-452.
- 1968, Fossil Equidae from the middle Pliocene of the Central Plateau of Mexico: Southwestern Naturalist, v. 13, p. 1-12.
- Mooser, Oswaldo, y Dalquest, W.W., 1975, Pleistocene mammals from Aguascalientes, central Mexico: Journal of Mammalogy, v. 56, p. 781-820.
- Owen, Richard, 1869, On fossil remains of equines from Central and South America, referable to *Equus conversidens* Ow., *Equus tau* Ow., and *Equus arcidens* Ow.: Royal Society of London, Philosophical Transactions, v. 159, p. 559-573.
- Quinn, J.H., 1957, Pleistocene Equidae of Texas: Texas University, Bureau of Economic Geology, Report of Investigations, v. 33, 51 p.
- Savage, D.E., 1951, Late Cenozoic vertebrates of the San Francisco Bay region: California University Publications, Department of Geological Science, Bulletin, v. 28, p. 215-314.
- Silva-Bárcenas, Ángel, 1969, Localidades de vertebrados fósiles en la República Mexicana: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana, 28, 34 p.
- Simpson, G.G., 1945, The principles of classification and a classification of mammals: American Museum of Natural History Bulletin, v. 85, 350 p.
- Simpson, G.G.; Roe, Ann; y Lewontin, R.C., 1960, Quantitative zoology: Nueva York, Hircourt, Brace and World Inc., 440 p.
- Skinner, M.F., y Hibbard, C.W., 1972, Early Pleistocene preglacial and glacial rocks and faunas of north-central Nebraska: American Museum of Natural History Bulletin, v. 148, p. 117-125.
- Stirton, R.A., 1941, Development of characters in horse teeth and the dental nomenclature: Journal of Mammalogy, v. 22, p. 434-446.
- Villada, Manuel, 1903, Apuntes acerca de la fauna fósil del valle de México: México, D.F., Museo Nacional de México, Anales, 1a época, v. 7, p. 441-451.
- Winans, M.C., 1985, Revision of North American fossil species of the genus *Equus* (Mammalia: Perissodactyla: Equidae): Austin, University of Texas, disertación doctoral, 282 p. (inérita)
- 1989, A quantitative study of the North American fossil species of the genus *Equus*, in Prothero, D.R., y Schoch, R.M., eds., The evolution of perissodactyls: Nueva York, Oxford University Press, p. 262-297.
- Yablokov, A.V., 1974, Variability of mammals: Nueva Delhi, Amerind Publishing.

APÉNDICE

Cambios de nomenclatura y del número de catálogo de los especímenes asignados al género *Equus* del material del Pleistoceno temprano de la fauna Cedazo, Estado de Aguascalientes.

Número asignado por Mooser, 1958	Número de catálogo IGM	Especie asignada por Mooser, 1958	Especie asignada por Mooser y Dalquest, 1975
IGM 56-2	IGM 5257	<i>Onager zoyatalis</i>	<i>Equus conversidens</i>
IGM 56-3	IGM 5264	<i>Asinus aguascalentensis</i>	<i>Equus excelsus</i>
IGM 56-5 a 8*	IGM 5259	<i>Onager hibbardi</i>	<i>Equus excelsus</i>
IGM 56-16 a 18	IGM 5255	<i>Onager altidens</i>	-----
IGM 5619 a 24	IGM 5265	<i>Asinus aguascalentensis</i>	<i>Equus excelsus</i>
IGM 56-51a 60	IGM 5254	<i>Onager altidens</i>	<i>Equus excelsus</i>
IGM 56-81	IGM 5262	<i>Onager oviedoi</i>	<i>Equus mexicanus</i>
IGM 56-89**	-----	-----	-----
IGM 56-108	IGM 5258	<i>Onager hibbardi</i>	<i>Equus excelsus</i>
FC 21a 26	TMM 42428-11	<i>Asinus aguascalentensis</i>	<i>Equus excelsus</i>
FC 88	TMM 42428-12	<i>Onager arellanoi</i>	<i>Equus excelsus</i>
FC 719***	TMM 42428-13	<i>Onager hibbardi?</i>	<i>Equus excelsus?</i>
Elementos no utilizados por encontrarse en estratos superiores			
IGM 56-76 al 80	IGM 5256	<i>Onager littoralis</i>	
IGM 56-90 al 01	IGM 5266	<i>Asinus conversidens</i>	
Elementos no utilizados por tratarse de molares caducos			
IGM 56-109	IGM 5260	<i>Onager hibbardi</i>	
IGM 56-110	IGM 5261	<i>Onager hibbardi</i>	
IGM 56-111	IGM 5263	<i>Asinus aguascalentensis</i>	
Notas:			
*IGM 56-8 perdido			
**perdido			
***La descripción de FC 719 corresponde a FC 205 y podría tratarse del mismo elemento.			

Manuscrito presentado: 5 de diciembre de 1991.

Manuscrito corregido devuelto por el autor: 11 de noviembre de 1992.

Manuscrito aceptado: 21 de enero de 1994.